

CONTRIBUTION
à l'étude anatomique
du Fruit des Ombellifères

Tribus des Hydrocotylées et des Saniculées.

THÈSE
Pour l'obtention du diplôme de Docteur de l'Université de Paris
(PHARMACIE)

Présentée et soutenue le juin 1917.

PAR

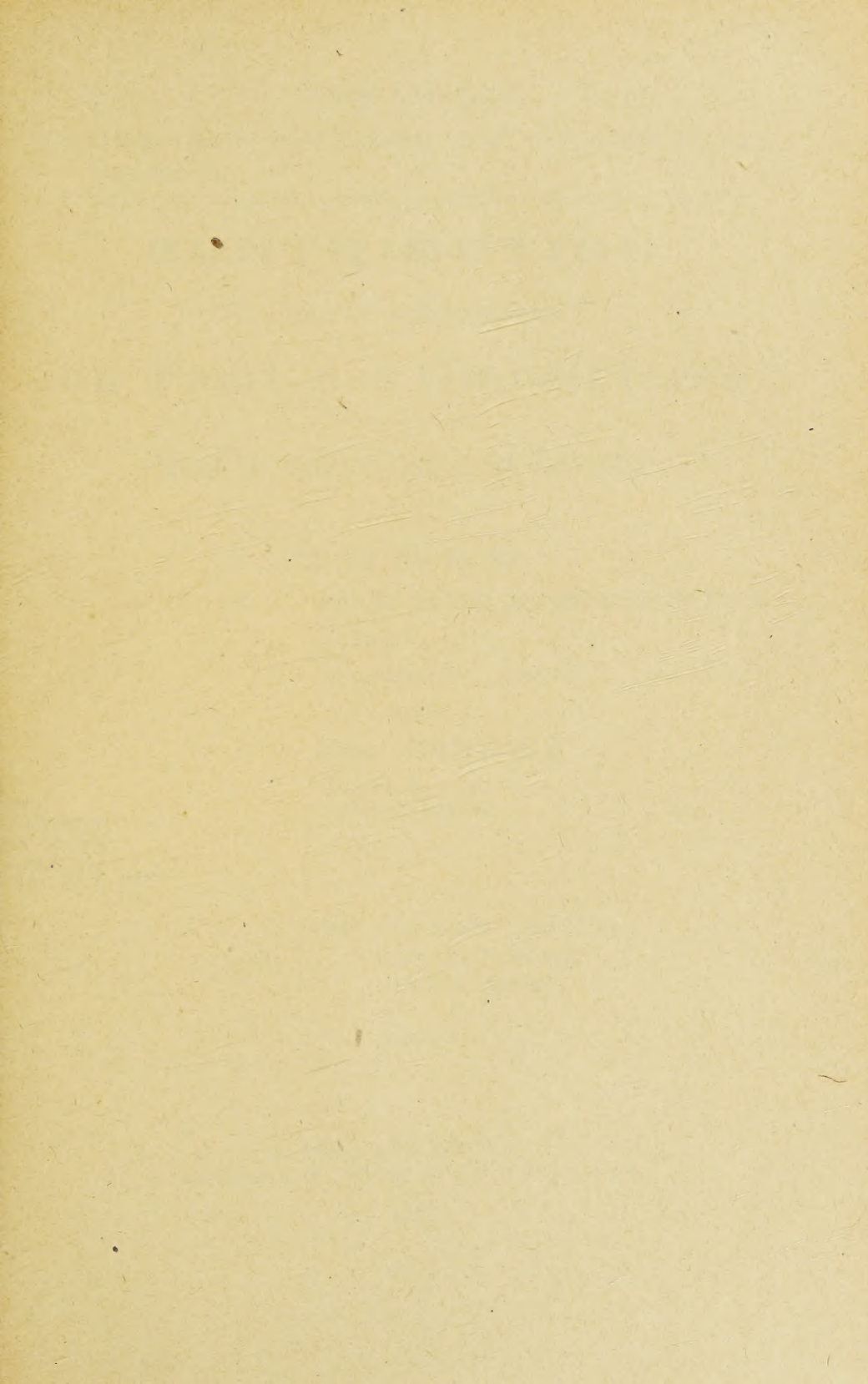
Jacques BERLIOZ

Pharmacien de 1^{re} classe
Licencié ès sciences.

JURY { MM. GUIGNARD, Président.
RADAIS, Professeur.
GUÉRIN, Agrégé.

LONS-LE-SAUNIER
IMPRIMERIE ET LITHOGRAPHIE LUCIEN DECLUME

1917





Digitized by the Internet Archive
in 2026

UNIVERSITÉ DE PARIS

ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE

Année 1916-1917.

N° 7.

CONTRIBUTION

à l'étude anatomique

du Fruit des Ombellifères

Tribus des Hydrocotylées et des Saniculées.

THÈSE

Pour l'obtention du diplôme de Docteur de l'Université de Paris

(PHARMACIE)

Présentée et soutenue le juin 1917.

PAR

Jacques BERLIOZ

Pharmacien de 1^{re} classe

Licencié ès-sciences.

JURY { MM. GUIGNARD, Président.
RADAIS, Professeur.
GUÉRIN, Agrégé.

LONS-LE-SAUNIER

IMPRIMERIE ET LITHOGRAPHIE LUCIEN DECLUME

1917



PERSONNEL DE L'ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE

ADMINISTRATION

MM. H. GAUTIER, Directeur, *, I.
 BOURQUELOT, Assesseur, *, I.
 G. DURSANT, Secrétaire, I.

PROFESSEURS

MM. GUIGNARD, Membre de l'Institut, O. *, I. Botanique générale.
 VILLIERS, *, I. Chimie analytique.
 BOURQUELOT, *, I. Pharmacie galénique.
 H. GAUTIER, *, I. Chimie minérale.
 RADAIS, *, I. Cryptogamie.
 BÉHAL, O. *, I. Chimie organique.
 PERROT, *, I. Matière médicale.
 COUTIÈRE, *, I. Zoologie.
 BERTHELOT, I. Physique.
 GRIMBERT, *, I. Chimie biologique.
 MOUREU, Membre de l'Institut, *, I. Pharmacie chimique.
 LEBEAU, I. Toxicologie.
 DELÉPINE, I. Hydrologie et Hygiène.
Directeur honoraire : M. GUIGNARD, O. *, I.
Professeur honoraire : M. BOUCHARDAT, O. *, I.

AGRÉGÉS EN EXERCICE

MM. GUERBET, I.	MM. GUÉRIN, I.
VALEUR, *, A.	LUTZ, I.
BOUGAULT, A.	GORIS, I.
SOMMELET, I.	LAUNOY.
DAMIENS.	HÉRISSEY, I.
TASSILLY, I.	

CHARGÉS DE COURS

MM. GUERBET, I. Minéralogie
 MARC HONNORAT, I. Législation et Déontologie pharmaceutiques

CHEFS DES TRAVAUX PRATIQUES

MM. DEFACQZ, I. Chimie générale.
 COUSIN, I. Chimie analytique.
 SOUÈGES, A. Micrographie.
 MOURLOT, I. Physique.
 BARTHELAT, *, I. Microbiologie.
 JAVILLIER, I. Trav. généraux de 4^e année.

Chef du Laboratoire des examens pratiques : M. JAVILLIER, I.

Bibliothécaire en Chef : M. DORVEAUX, I.

Contribution à l'étude anatomique du fruit des Ombellifères.

Tribus des Hydrocotylées et des Saniculées.

Tous les botanistes qui se sont occupés de la systématique des végétaux phanérogames s'accordent à reconnaître que la famille des Ombellifères est l'une des plus naturelles et des plus homogènes de cet embranchement, tant par le faciès général que par l'invariabilité des caractères anatomiques des plantes qui la composent. Toutefois, — c'est un fait fréquent en pareil cas, — il est assez difficile de lui assigner des limites précises, car elle est intimement liée aux familles voisines, particulièrement à celle des Araliacées, que certains auteurs lui ont même souvent réunie, à titre de tribu.

Cette affinité se trouve confirmée par l'existence d'un certain nombre de formes intermédiaires, différentes ou du moins assez éloignées en apparence du type normal propre à la grande majorité des Ombellifères, formes qui constituent essentiellement les deux tribus des Hydrocotylées et des Saniculées des botanistes modernes. Ces plantes appartiennent surtout à la flore de l'hémisphère austral, et c'est là sans doute une des causes qui fait qu'elles ont été l'objet de recherches moins suivies et moins complètes que les Ombellifères typiques de la tribu des Apioïdées, si abondamment représentée en Europe.

Aussi les connaissances que l'on possède à leur sujet laissaient-elles encore trop de points douteux pour qu'on ne pût penser y apporter au moins quelques précisions nouvelles. C'est là le but que nous nous sommes proposé, en essayant de réunir une série aussi complète que possible des types génériques actuellement décrits, et nous sommes heureux de présenter ici même à M. le Professeur GUIGNARD, dont la haute compétence nous a guidé dans le choix de cette étude, l'hommage de notre reconnaissance pour la sympathie bienveillante dont il n'a cessé de faire preuve à notre égard.

Nous adressons également tous nos remerciements à M. le Professeur Agrégé GUÉRIN pour les encouragements et les conseils qu'il nous a si aimablement prodigués au cours de ce travail.

Enfin nous ne saurions oublier tous ceux qui ont contribué à faciliter notre tâche pour réunir les matériaux d'étude nécessaires, et en premier lieu M. le Professeur LECOMTE, qui a libéralement mis à notre disposition les riches herbiers du Laboratoire de Botanique du Muséum, — M. JEANPERT, Conservateur de l'Herbier Cosson-Durand au Muséum, — et M. POIRAUT, Directeur de la Villa Thuret à Antibes, auquel nous sommes particulièrement redevable d'une intéressante série d'espèces du genre *Eryngium*.

PREMIÈRE PARTIE.

Les Hydrocotylées et les Saniculées dans la classification.

Avant d'entreprendre l'étude détaillée des plantes qui nous intéressent, il est nécessaire tout d'abord de connaître la place qui leur a été assignée par les auteurs dans la classification, et de passer en revue les principaux caractères qui permettent de les séparer du reste des Ombellifères.

La première classification méthodique des Ombellifères, accompagnée d'une monographie générale des espèces est due à A.-P. DE CANDOLLE (1). Cet auteur s'est adressé aux caractères morphologiques de l'albumen pour distinguer, dans cette famille, trois groupes, — d'importance d'ailleurs très inégale, — ainsi que le montre le tableau suivant, emprunté au *Prodromus* :

Subord. I. *Orthospermæ* : *albumen intus planum
aut planiusculum.*

Subord. II. *Campylospermæ* : *albumen intus sulco lon-
gitudinali ob mar-
gines involutos nota-
tum.*

Subord. III. *Cœlospermæ* : *albumen intus a basi ad
apicem involuto-cur-
vatum.*

(1) A.-P. DE CANDOLLE, *Prodromus*, IV, 1830.

Mais des connaissances ultérieures plus approfondies ont dû complètement modifier cet arrangement : le seul exemple du genre *Sanicula*, dans lequel on trouve à la fois des espèces à graine orthospermée et d'autres à graine campylopermée, suffirait à montrer la faible valeur d'un caractère, au sujet duquel on peut d'ailleurs observer tant de formes de passage. En outre, cette classification a le tort grave de séparer les uns des autres des genres évidemment voisins, tels que les *Hermas*, à graine campylopermée, et les *Mulinum*, à graine orthospermée.

Plus tard, BENTHAM et HOOKER (1) ont donné un nouveau groupement systématique des Ombellifères, basé sur des caractères plus importants et mieux définis. Cette classification, qui a pu être longtemps considérée comme définitive, est la suivante :

- I. **Heterosciadiæ** : *umbellæ simplices v. irregulariter rarissime regulariter compositæ. Vittæ ad valleculeas O.*
- II. **Haplozygiæ** : *umbellæ compositæ. Fructus jugæ primaria tantum conspicua. Vittæ ad valleculeas rarissime deficientes.*
- III. **Diplozygiæ** : *umbellæ compositæ. Fructus valleculeæ supra vittas incrassatæ v. jugis secundariis instructæ.*

On voit donc que cette classification s'appuie surtout sur la nature de l'inflorescence, ainsi que sur la structure anatomique et morphologique du fruit.

Le groupe des *Heterosciadiæ*, le seul qui nous intéresse, est partagé par BENTHAM et HOOKER en trois tribus, d'après des caractères mentionnés déjà par DE CANDOLLE :

(1) BENTHAM et HOOKER, *Genera Plantarum*, I, 1867.

Tr. 1. **Hydrocotyleæ** : *fructus a latere compressus v. ad commissuram sæpius angustam constrictus, carpellis dorso acutis v. obtusis* ;

(*Hydrocotyle, Micropleura, Trachymene, Siebera, Nanthosia, Azorella, Apleura*).

Tr. 2. **Mulineæ** : *fructus commissura angustissima 2-scutatus v. 4-angularis, carpellis dorso planis v. concavis facie convexis* ;

(*Laretia, Spananthe, Bowlesia, Domeykoa, Huanaca, Diposis, Asteriscium, Mulinum, Hermas*).

Tr. 3. **Saniculeæ** : *fructus commissura lata subteres v. a dorso compressus* ;

(*Eryngium, Alepidea, Arctopus, Astrantia, Hacquetia, Sanicula, Klotzschia, Actinotus, Lagæcia, Petagnia*.)

Quelle imperfection que l'on puisse trouver à cette méthode, elle marque du moins un progrès sensible sur celle de DE CANDOLLE ; elle a du reste servi de base à toutes les classifications ultérieures des Ombellifères et les lignes générales, sinon les détails, n'en ont pas été notablement modifiées. Toutefois les caractères invoqués par les auteurs ne sont pas non plus de nature à donner une idée exacte de la valeur de ces groupes.

En effet, le caractère de l'inflorescence ne peut servir à séparer rationnellement un groupe, celui des *Heterosciadiæ*, dont un des genres les plus importants, le genre *Hydrocotyle*, présente des variations sensibles à cet égard, et dont plusieurs autres (*Hermas, Diposis, Trachymene*, etc.) ont même pour inflorescences des ombelles composées. — La classification de BENTHAM et HOOKER ne saurait donc être acceptée sans réserve.

Nous ne citerons que pour mémoire BAILLON (1), qui

(1) BAILLON, *Histoire des Plantes*, VII, 1880.

du groupe des *Heterosciadix* de BENTHAM et HOOKER ne fait aussi qu'une tribu spéciale (série des *Cotyliotes* de la famille des Ombellifères, sans apporter à la classification de ses prédécesseurs de modifications dignes de remarque.

Plus récemment DRUDE (1) a repris l'étude générale des Ombellifères et c'est à lui que l'on doit le groupement le plus rationnel de ces plantes. Bien que cette nouvelle classification ne diffère en réalité que peu, dans ses conclusions, de celle de BENTHAM et HOOKER, son plus grand mérite réside dans une conception plus exacte de la valeur comparative des principales tribus et de la constance de leurs caractères différentiels.

DRUDE distingue en effet, dans les *Ophellifères*, trois grands groupes :

A. — Fruit à endocarpe lignifié, formé de cellules fibreuses, sans carpophore libre. Canaux sécréteurs nuls ou situés dans les côtes principales, O dans les vallécules :

/

I. Hydrocotyloideæ

B. — Fruit à endocarpe mou, parenchymateux, renfermant des macles cristallines éparses. Exocarpe revêtu d'écailles, d'épines ou de poils (rarement lisse). Style allongé, terminé par un stigmate capité entouré d'un disque annulaire = *Stylopodium*). Canaux oléifères soit larges et développés dans les côtes principales (intrajugaux), soit nombreux, grêles et disséminés, soit encore plus ou moins oblitérés :

II. Saniculoideæ

C. — Fruit à endocarpe mou, parenchymateux, parfois nuciforme par lignification d'assises sous-épidermiques. Style situé au sommet du stylopode. Canaux sécréteurs situés dans les vallécules dans le fruit jeune, plus tard diversement constitués :

(1) DRUDE, in *Pflanzenfamilien*. ENGLER et PRANTL, III, 8, 1898, p. 63.

III. Apioideæ

Cette dernière subdivision, de beaucoup la plus riche en espèces, n'en est pas moins très homogène et peut être considérée comme le noyau typique des Umbellifères.

Les deux autres, qui correspondent aux *Heterosciadia* de BENTHAM et HOOKER, et sur lesquelles seules nous avons à insister, renferment plutôt des formes de passage, qui, ainsi que nous aurons l'occasion de le montrer, justifient leur séparation telle que l'a comprise DRUDE. Celui-ci les divise à leur tour de la façon suivante :

I. Hydrocotyloideæ

- a) Fruit à face commissurale très étroite et arête dorsale très saillante, se divisant en deux méricarpes fortement comprimés sur les côtés :

I. Hydrocotyleæ

- α) Calice petit, persistant au bord supérieur du fruit :

1^a Hydrocotylinæ.

(*Hydrocotyle*, *Centella*, *Didiscus*, *Platysace*, *Trachymene*)

- β) Calice formé de cinq grands sépales écailleux, cordiformes ou scutiformes, caducs :

1^b Xanthosiinæ

(*Xanthosia*, *Schœnolæna*, *Pentapeltis*, *Actinotus*)

- b) Méricarpes aplanis ou arrondis sur la face dorsale, élargis vers la face commissurale :

2. Mulinæ

- α) Fruit non ailé, présentant sous la côte dorsale une vaste lacune due à la séparation de l'endocarpe et de l'exocarpe :

2^a Bowlesiinæ

(*Bowlesia, Domeykoa, Drusa*)

- β) Fruit non ailé, dépourvu de lacune dorsale, et (en coupe transversale) de forme ovale, arrondie ou obtusément rectangulaire :

2^b Azorellinæ

(*Spananthe, Klotzschia, Oschatzia, Diplaspis, Pozoa, Azorella, Apleura*)

- γ) Fruit présentant quatre ailes bien développées, formé de méricarpes scutiformes unis par une mince commissure linéaire :

2^c Asteriscinæ

(*Laretia, Diposis, Asteriscium, Mulinum, Hermas*)

II. Saniculoideæ

- a) Ovaire biloculaire, biovulé. Fruit renfermant deux graines (sauf par avortement d'un des ovules, à face commissurale plane. Généralement des canaux sécréteurs :

3. Saniculeæ

(*Sanicula, Hacquetia, Astrantia, Actinolema, Alepidea, Eryngium*)

- b) Ovaire uniloculaire, avec un ovule pendant. 2 styles ou, par avortement, un seul placé sur un coussinet oblique. Plus rarement, ovaire inégalement biloculaire, dont une seule graine se développe à maturité. Canaux sécréteurs indistincts :

4. Lagœcieæ

(*Lagœcia, Petagnia, Arctopus*)

Or, si nos recherches nous ont amené à la même conception que DUCROIX des grandes subdivisions de la famille des Ombellifères, nous ne saurions, par contre, le suivre dans ce morcellement extrême et très artificiel des tribus. Nous montrerons, au cours de ce travail, en étudiant

chacun des genres en particulier, les nombreuses imperfections de cette méthode, dues surtout à une connaissance insuffisante du fruit. Qu'il nous suffise d'en donner ici, à titre d'exemple, le groupe des *Mulinæ-Bowlesiinæ*, dont un des caractères différentiels (fruit non ailé) est erroné pour l'un des genres que DRUDE y fait rentrer (*Drusa*), et dont l'autre (présence d'une vaste lacune au dos de chaque méricarpe) ne s'applique même qu'à un petit nombre d'espèces, sinon à une seule (*Bowlesia tenera* Spr.)

Il nous reste maintenant à retenir, de ces divers essais de classification, l'ensemble des principaux caractères qui vont nous permettre de définir et de séparer les deux groupes d'Ombellifères faisant l'objet de ce travail.

Nous avons vu, à propos de la méthode de BENTHAM et HOOKER, que le caractère de l'inflorescence, ombelle simple ou composée, quelque importance qu'il semble présenter au premier abord, est loin d'être général et ne permet aucune distinction absolue entre les divers groupes de la famille.

Il en est de même d'un autre caractère intéressant, moins généralement invoqué toutefois que le précédent, et consistant en la présence d'un carpophore libre supportant le diakène chez la grande majorité des *Apioidées*, tandis que les *Hydrocotylées* et les *Saniculées* en sont dépourvues. L'exactitude de ce fait se trouve vérifiée chez la plupart des espèces de ces deux dernières tribus. Il y a lieu toutefois de signaler certains cas exceptionnels, comme dans le genre *Gymnophyton*, par exemple, où les cordons vasculaires constituant le carpophore se séparent, à maturité complète, du tissu péricarpien. En outre, cette réserve mise à part, on comprend aisément que l'on ne puisse tirer aucun parti du caractère du carpophore en ce qui concerne les Ombellifères à fruit anormal, c'est-à-dire

dont les deux méricarpes constituant le diakène typique sont réduits à un seul. Or, ce fait se présente aussi bien chez certaines Apioïdées (*Echinophora*), que chez des Hydrocotylées (*Actinotus*) et des Saniculées (*Petagnia*, *La-gœcia*).

En définitive, c'est principalement à la structure anatomique du fruit que l'on doit avoir recours pour établir les meilleurs caractères distinctifs. On se rend compte, en effet, en parcourant la littérature qui traite de la famille des Ombellifères, de l'importance que les botanistes ont toujours attachée à cette étude pour la détermination et le groupement des espèces et des genres.

De fait, en ce qui concerne la tribu des Hydrocotylées, telle que l'a définie DRUDE, on se trouve en présence d'un caractère anatomique excellent, auquel nous n'avons trouvé aucune exception, et qui permet une séparation facile de ce groupe : chez ces plantes, en effet, l'endocarpe du fruit mûr est toujours fortement sclérifié. Ce caractère ne se retrouve dans aucun autre genre d'Ombellifères : on observe bien parfois, dans le fruit de certaines d'entre elles (*Petagnia*, *Coriandrum*, etc.), un grand développement de tissu scléreux, mais il n'affecte que la région moyenne du péricarpe, l'endocarpe restant toujours de nature cellulosique.

Par contre, on ne peut invoquer de caractère aussi nettement différentiel pour la tribu des Saniculées, dont les représentants offrent, quant à la structure anatomique du fruit, une remarquable diversité. On a généralement pris la disposition du système sécréteur comme base d'une distinction entre elles et les Apioïdées.

On sait, en effet, que typiquement, le diakène des Apioïdées possède un appareil sécréteur double, constitué d'une part par des canaux généralement petits, situés au dos des faisceaux vasculaires et n'étant que la continuation du système sécréteur général de la plante, — et, d'autre part, par des poches allongées ou bandelettes, indépendantes de

ce système et situées dans la région interne du péricarpe, le nombre et la disposition de ces bandelettes étant fréquemment utilisés pour la différenciation des genres.

Or, chez les Saniculées, on peut observer, en étudiant un grand nombre d'espèces, tous les degrés entre la coexistence de ces deux appareils sécréteurs et la présence exclusive de l'un d'eux, qui, en ce cas, correspond toujours aux canaux accompagnant les faisceaux vasculaires. On ne peut donc véritablement baser sur ces caractères aucune distinction absolue et nous verrons que l'on doit être amené à considérer plutôt les Saniculées comme des formes transitionnelles, beaucoup plus voisines des Apioïdées que des Hydrocotylées.

Aussi nous rangeons-nous tout à fait à l'avis de DRUDE et des autres auteurs qui ont jugé arbitraire cette fusion des deux tribus des Hydrocotylées et des Saniculées en un même groupe, telle que l'ont comprise BENTHAM et HOOKER, BAILLON et d'autres. La structure du fruit, telle que nous aurons l'occasion de la voir au cours de cette étude, montre que ce sont en réalité deux groupes bien distincts.

Nous pouvons maintenant résumer leurs principaux caractères de la façon suivante :

1° **Hydrocotylées.** — Ombellifères à fleurs disposées généralement en ombelles simples, à fruit dépourvu en général de carpophore libre et à endocarpe toujours fortement sclérifié.

2° **Saniculées.** — Ombellifères à fleurs disposées en ombelles généralement simples ou en capitules, à fruit dépourvu de carpophore libre, présentant un endocarpe parenchymateux et parfois des bandelettes sécrétrices nombreuses.

L'étude du fruit présentant ainsi une importance primordiale dans la connaissance de ces plantes, c'est à elle

presque uniquement que nous nous sommes attaché dans le présent travail. A ce point de vue, un assez grand nombre d'espèces, parmi celles que nous avons eues sous les yeux, semblent avoir été peu connues de DRUDE. C'est ce qui nous a amené, par la connaissance de caractères nouveaux, à modifier sa classification et l'ordre d'exposé des différents genres. Nous nous reservons, en outre, de mentionner et de décrire, à propos de quelques-uns d'entre eux, les particularités de structure que nous aurons pu observer dans les autres organes.

DEUXIÈME PARTIE.

Etude anatomique du fruit des Hydrocotylées et des Saniculées.

CHAPITRE PREMIER.

Fruit des Hydrocotylées.

Les caractères morphologiques du fruit permettent de diviser la tribu des Hydrocotylées en deux groupes très naturels, ainsi que l'a fait DRUDE, et que nous étudierons successivement :

A. **Hydrocotylées** proprement dites, chez lesquelles le fruit et la graine sont fortement comprimés latéralement, la largeur de la face commissurale de chaque méricarpe se trouvant ainsi beaucoup plus faible que la distance qui la sépare de la côte dorsale ;

B. **Azorellées** (1), chez lesquelles le fruit et la graine

(1) C'est à dessein que pour ce deuxième groupe, qui correspond aux Mulinées de DRUDE, nous avons changé ce nom en celui de Azorellées, afin de ne pas amener de confusion avec la tribu des Mulinées de BENTHAM et HOOKER, dont les *Azorella* et genres voisins étaient exclus. — En outre, non seulement le genre *Azorella* se trouve être le plus con-

sont plus ou moins comprimés parallèlement à la face commissurale, la largeur de celle-ci se trouvant ainsi plus grande que la distance qui la sépare de la côte dorsale de chaque méricarpe.

Nous avons pu étudier des exemplaires de presque tous les genres appartenant à ces deux groupes, à savoir :

A. **Hydrocotylées** proprement dites :

1. *Hydrocotyle* L.
2. *Centella* L.
3. *Didiscus* DC. (= *Trachymene* B. et H.)
4. *Trachymene* Rudge (= *Siebera* B. et H.)
5. *Xanthosia* Rudge.
6. *Schœnolæna* Bunge (1).

B. **Azorellées** :

- | | |
|----------------------------------|-----------------------------------|
| 7. <i>Klotzschia</i> Cham. | 14. <i>Laretia</i> Gill. et Hook. |
| 8. <i>Spananthe</i> Jacq. | 15. <i>Diposis</i> DC. |
| 9. <i>Azorella</i> Lam. | 16. <i>Gymnophyton</i> Clos |
| 10. <i>Huanaca</i> Cav. | 17. <i>Mulinum</i> Pers. |
| 11. <i>Dickinsia</i> Franchet | 18. <i>Hermas</i> L. |
| 12. <i>Pozoa</i> Lag. | 19. <i>Drusa</i> DC. |
| 13. <i>Bustillosia</i> Clos | 20. <i>Bowlesia</i> R. et P. |
| 21. <i>Actinotus</i> Labill. (2) | |

sidérable de ce groupe, mais il nous paraît même plus apte à servir de type, quant à la structure du fruit, que le genre *Mulinum*, qui présente à cet égard des particularités assez spéciales.

(1) Il conviendrait d'ajouter à cette liste le genre *Micropleura* Lag., voisin des *Hydrocotyle* et des *Centella*, qui nous est inconnu en nature.

(2) De même, les genres suivants, appartenant au groupe des Azorellées, ne nous sont connus que par leur description :

Domeykoa Phil., voisin des *Bowlesia* ;
Oschatzia Walp. (= *Microsciadium* Hook.), voisin des *Azorella* ;
Diptaspis Hook., voisin des *Huanaca* ;
Apleura Phil., voisin des *Azorella* ;
Asteriscium Cham. et Schl. = ver. *Bustillosia* Clos.

A. **Hydrocotylées** proprement dites.

Dans cette première section ne prennent place, nous l'avons vu, qu'un petit nombre de genres, dont la majorité des espèces appartient à la flore australienne.

1. *Hydrocotyle*.

Ce genre, le plus considérable de la tribu, se trouve représenté dans toutes les contrées du globe. Les espèces que nous avons étudiées ne présentent que peu de variation dans la structure du fruit. Nous en donnerons comme type notre espèce indigène bien connue, l'*H. vulgaris* L.

Extérieurement, le fruit de cette plante se montre constitué par deux méricarpes fortement comprimés latéralement et intimement unis par toute la largeur de la face commissurale ; celle-ci est limitée de chaque côté par les côtes marginales et chaque méricarpe présente en outre trois côtes peu saillantes, exceptionnellement davantage. On peut en effet remarquer, d'une façon générale, que le nombre et le développement des côtes est beaucoup moins constant dans le fruit des Hydrocotylées proprement dites que dans celui des autres Ombellifères, sans en excepter les Azorellées.

Si l'on fait une coupe transversale dans ce fruit encore très jeune, on observe la structure suivante. La paroi ovarienne est entièrement constituée par du parenchyme mou, cellulosique, et renfermant au niveau de chacune des côtes un faisceau vasculaire assez réduit composé de tissu libérien à l'extérieur et de quelques éléments ligneux, de vaisseaux annelés principalement, à l'intérieur ; en dehors du liber, on observe souvent un méat plus développé que les autres et qui est sans doute l'origine d'un canal sécréteur.

Chez l'*H. vulgaris*, le système sécréteur du fruit, tout comme le système vasculaire, reste toujours peu développé,

souvent même indistinct. Les cellules de la région externe du péricarpe sont arrondies et irrégulièrement disposées ; mais celles de la région interne sont au contraire allongées, serrées les unes contre les autres et disposées en assises régulières, dont la plus externe présente dans chaque cellule un cristal prismatique d'oxalate de calcium.

Cette région interne du péricarpe acquiert de bonne heure une différenciation plus complète : car, à un stade un peu plus avancé, les parois cellulaires s'y montrent épaissies et fortement imprégnées de lignine, donnant ainsi aux cellules une structure fibreuse particulière. Ainsi se trouve constitué l'endocarpe lignifié si caractéristique des *Hydrocotylées* ; car si, chez les *Hydrocotyle* et d'autres genres voisins, il se trouve réduit aux deux ou trois assises les plus internes du péricarpe, il peut, dans d'autres genres que nous étudierons ultérieurement, acquérir une épaisseur beaucoup plus considérable. La localisation des prismes d'oxalate de chaux tout autour de l'endocarpe contribue encore à lui donner cet aspect caractéristique, et nous pouvons signaler, dès maintenant, qu'elle se retrouve aussi dans le fruit de presque toutes les plantes de cette tribu, dont elle constitue ainsi un trait important.

Outre l'endocarpe, le fruit de l'*H. vulgaris* présente encore une lignification des tissus au niveau des côtes, entre l'endocarpe et les faisceaux vasculaires. Drupe voit dans ces cinq plages de tissu sclérifié qui apparaissent dans le mésocarpe, un développement anormal des faisceaux ligneux ; mais cette opinion nous paraît peu vraisemblable, car non seulement on n'y observe jamais la formation de vaisseaux, mais on peut en outre voir chez d'autres espèces, l'*Hydrocotyle ranunculoides* L., par exemple, ou le *Centella asiatica* L., cette lignification s'étendre au mésocarpe presque entier.

A maturité, le fruit d'*H. vulgaris* (fig. 1) (1) présente donc, dans chaque méricarpe, une zone interne sclérifiée, constituée d'une part par l'endocarpe entouré de l'assise à oxalate de chaux, dite assise oxalifère, et, d'autre part, par cinq plages de tissu lignifié d'origine mésocarpienne, bien reconnaissable à la forme différente des cellules et au moindre épaissement de leurs parois. Les faisceaux vasculaires sont plus ou moins oblitérés, presque indistincts.

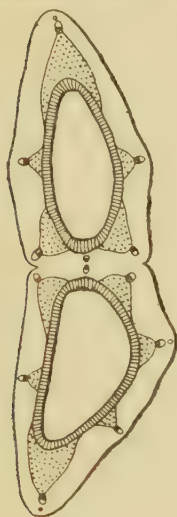


FIG. 1. — *Hydrocotyle vulgaris*. En dehors de la zone interne sclérifiée (représentée en pointillé), le méricarpe inférieur présente six faisceaux libéro-ligneux Gr. : 25.

Le fruit de l'*H. scaposa* Steud., espèce propre au Mexique, présente une structure tout à fait identique, avec des côtes plus fortement marquées.

Chez l'*H. bonariensis* Lam., espèce de l'hémisphère austral acclimatée en Europe, le fruit, quoique moins comprimé latéralement, possède également la même structure. On peut toutefois y signaler une réduction notable du tissu scléreux, qui ne s'étend guère en effet qu'à l'endocarpe, et, par contre, un développement plus important de l'appareil sécréteur, chaque faisceau vasculaire étant accompagné d'un canal oléifère bien différencié. Il est à remarquer d'ailleurs que le développement acquis par le système sécréteur chez cette espèce, comparativement à celui que l'on observe chez l'*H. vulgaris*, n'est pas seulement particulier au fruit, mais qu'il se retrouve, plus manifestement encore, dans

(1) Dans toutes les figures, on a représenté en pointillé le parenchyme mésocarpien, à parois peu épaissies, mais fixant toujours les colorants de la lignine.

L'endocarpe, fortement sclérifié, est indiqué par des hachures.

les organes végétatifs de la plante et surtout dans le rhizome.

Une différence plus grande nous est offerte par le fruit de l'*H. ranunculoides* L. (= *H. natans* Cyr.), plante ubiquiste, dont le mode de végétation aquatique n'est sans doute pas étranger à ces modifications. En effet, comme chez les plantes aquatiques en général, le système vasculaire est très réduit, et les faisceaux libéro-ligneux du fruit, ainsi que leurs canaux sécréteurs, sont généralement imperceptibles.

Mais ce fruit se fait remarquer surtout par l'épaisseur de la zone interne sclérifiée du péricarpe, qui se montre en outre entièrement constituée de cellules arrondies, irrégulières, où l'on ne peut reconnaître la présence d'une assise oxalifère, pas plus que des assises fibreuses de l'endocarpe normal des autres *Hydrocotylées* ; celui-ci paraît donc réduit à l'assise la plus interne, non différenciée, le reste du tissu lignifié étant entièrement d'origine mésocarpique.

Du reste, cette structure particulière du fruit de l'*H. ranunculoides* a déjà été mise en valeur par COULTER et ROSE (1), dans leur étude des espèces nord-américaines.

2. *Centella*.

Ce genre est composé d'espèces voisines des *Hydrocotyle*, auxquelles elles ont été souvent réunies, bien que le développement des tiges aériennes leur donnent souvent un faciès bien différent. Les caractères morphologiques et anatomiques du fruit sont sensiblement les mêmes dans les deux genres ; toutefois on se base généralement, pour les distinguer l'un de l'autre, sur le nombre plus élevé des côtes dans le fruit des *Centella*, nombre qui est générale-

(1) COULTER et ROSE. — (*Botanical Gazette*, 1887, p. 102-104, pl. IV).

ment de neuf sur chaque méricarpe, en plus des côtes marginales limitant la commissure.

Dans les fruits mûrs des *C. virgata* L. et *C. flexuosa* Drude, plantes de l'Afrique australe, le péricarpe présente une zone externe assez mince de parenchyme mou, renfermant au niveau des côtes les traces peu distinctes des faisceaux vasculaires, et une région interne assez épaisse, fibreuse, fortement sclérifiée, possédant tous les caractères de l'endocarpe du fruit des *Hydrocotyle*; le système sécréteur paraît complètement oblitéré.

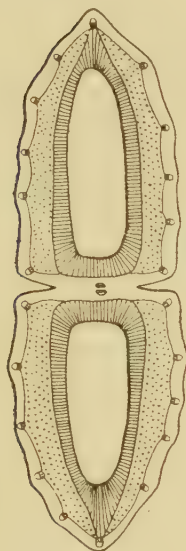


FIG. 2. — *Centella asiatica*. La région interne du mésocarpe est totalement sclérifiée et chacun des méricarpes possède de nombreux faisceaux libéro-ligneux. Gr. : 25.

Chez le *C. asiatica* L. (sub. *Hydrocotyle*) (fig. 2), le péricarpe est très épais et fortement scléreux à maturité, la cavité séminale se trouvant ainsi assez réduite. Non seulement, en effet, l'endocarpe est sclérifié comme dans le cas général, épaissi même au niveau de la commissure et de la côte dorsale, mais toute la région interne du mésocarpe se lignifie également, constituant ainsi une large gaine continue autour de l'endocarpe. Une coupe transversale montre nettement la séparation de l'endocarpe et

du mésocarpe, non seulement par la présence de l'assise oxalifère, mais aussi par la forme même des cellules qui les constituent.

Ajoutons enfin que chez cette espèce, comme chez les précédentes, les appareils vasculaire et sécréteur du fruit sont plus ou moins atrophiés.

3. *Didiscus*.

Le classement et la synonymie des espèces appartenant à ce genre et à ses voisins (*Dimetopia* DC., *Hugelina* Reich., *Platysace* Bunge, *Trachymene* Rudge, *Siebera* Reich., etc.), pour ne citer que les principaux, sont parvenus à un tel degré de complexité dans les traités de botanique systématique, que, sans chercher à donner aucune valeur absolue à la distinction ci-dessous, uniquement basée sur les caractères morphologiques du fruit, tels qu'ils ont été déjà donnés par DE CANDOLLE, nous les répartirons, pour plus de clarté, en deux genres seulement :

1° le genre *Didiscus*, qui comprendra les espèces dont le fruit est fortement comprimé latéralement et la cavité séminale étroite et allongée;

2° le genre *Trachymene*, dont les représentants ont un fruit légèrement renflé vers les côtés de chaque méricarpe, ce qui donne à la cavité séminale une forme ovulaire.

Ces plantes, originaires presque toutes de l'Australie et des îles voisines, ont un faciès général assez variable et quelques-unes d'entre elles acquièrent parfois une taille assez considérable, grâce au développement de leur tige frutescente. La structure anatomique de cet organe n'est toutefois que peu différente de celle des Ombellifères typiques. Signalons pourtant que, chez les *D. caryuleus* DC. et *D. pilosus* Benth., que nous avons examinés à ce point de vue, l'écorce de la tige reste très mince, et, comme chez toutes les Hydrocotylées proprement dites, dépourvue de faisceaux collenchymateux, avec des canaux sécréteurs localisés au voisinage de l'anneau cambial.

On observe aussi fréquemment chez les *Didiscus* la présence de poils tecteurs, moins caractéristiques toutefois que ceux que nous aurons l'occasion de décrire à propos des *Xanthosia* et des *Bowlesia*.

Quant au fruit des *Didiscus*, il présente aussi sensiblement la même structure anatomique que celui des *Hydrocotyle*, mais le développement des côtes, corrélativement avec celui des canaux sécréteurs, est encore moins constant. En outre, il arrive parfois que l'un des deux carpelles seul évolue, l'autre restant plus ou moins atrophié.

Si l'on fait une coupe transversale dans le fruit du *D. pilosus* Benth., on observe, sur chaque méricarpe, généralement cinq côtes assez saillantes, dont deux marginales limitant la commissure. La région externe du péricarpe, mince et cellulosique, renferme cinq faisceaux vasculaires correspondant à ces cinq côtes. L'endocarpe, également très mince, mais fortement scléreux, est renforcé au niveau des côtes dorsale et marginales par une légère lignification du mésocarpe. Enfin les canaux sécréteurs sont indistincts.

Dans le fruit d'une espèce voisine, le *D. albiflorus* DC., on observe au contraire des conduits oléifères parfaitement développés, accompagnant les faisceaux vasculaires.

Le fruit du *D. cirrhosus* Bunge (sub *Platysace*), tout en conservant la même structure générale que les précédents, ne présente plus de côtes bien nettes, si ce n'est la côte dorsale, au niveau de laquelle seule le péricarpe renferme encore un canal sécréteur distinct. L'épicarpe est fortement cutinisé et le système vasculaire paraît à peu près atrophié.

Enfin, chez le *D. validus* v. Müll. (sub *Platysace*) (fig. 3), le fruit est extrêmement comprimé latéralement et la cavité séminale de chaque méricarpe est réduite à un lumen très étroit. Les côtes sont parfois assez développées, mais de façon variable, tout comme le système vasculaire et les canaux sécréteurs : ainsi, il arrive que l'un des méricarpes

ne présente que quatre côtes, une dorsale, une latérale et deux marginales et que le péricarpe ne renferme que trois canaux sécréteurs, d'ailleurs bien développés, correspondant à trois quelconques de ces côtes.



FIG. 3. — *Dimetopia validus*. L'endocarpe, formé par une à deux assises de fibres, est seul sclérifié. Le nombre des faisceaux libéro-ligneux et des canaux sécréteurs, dans chacun des méricarpes, est très variable. Gr.: 25.

Le fruit du *D. hirtus* Benth. (= *Trachymene pilosa* Sm.), pour lequel on a créé le genre *Dimetopia*, à cause de l'inégal développement des deux carpelles, caractère d'ailleurs inconstant, présente une particularité autrement remarquable : ce sont les longs aiguillons qui hérissent la surface des méricarpes, et qui, anatomiquement, doivent être assimilés à des prolongements directs du parenchyme cellulosique du péricarpe. En effet, les cellules de revêtement de ces aiguillons, analogues à celles de l'épicarpe, présentent chacune une papille allongée, ce qui leur communique un aspect très particulier.

La structure anatomique est par contre semblable à celle du fruit de *D. pilosus* Benth.; les faisceaux vasculaires y sont très peu développés et les canaux sécréteurs indistincts, de même que les côtes.

4. *Trachymene*.

DE CANDOLLE a partagé les espèces de ce genre en deux sections, basées sur des caractères différentiels des organes végétatifs : *Platymene* et *Dendromene*.

Chez le *T. (Platymene) candelabrum* Bunge (= *Sieberta juncea* Benth.), le fruit présente, en

coupe transversale, une cavité séminale de forme ovale, atténuée au niveau de la face commissurale et de la côte dorsale : la graine se trouve donc beaucoup moins comprimée que chez les *Didiscus*. Le péricarpe présente un endocarpe très mince, sclérifié, et cinq faisceaux vasculaires à peine distincts, correspondant à cinq faibles côtes ; chacun de ces faisceaux est accompagné d'un canal sécréteur généralement bien développé.

Chez les espèces du sous-genre *Dendromene*, que nous avons eues sous les yeux, *T. linearis* Spreng. (= *Siebera linearifolia* Cav.) et *T. Billardieri* Benth. (sub-*Siebera*), le fruit ne présente pas de particularités dignes de remarque ; les côtes sont très irrégulièrement développées et en nombre variable, les faisceaux vasculaires restent très petits et les canaux sécréteurs sont plus ou moins oblitérés.

Nous ne saurions toutefois passer sous silence, à propos de ces plantes, leur curieux appareil foliaire, qui ne rappelle guère celui des Ombellifères en général : il se compose en effet de feuilles petites, entières, coriaces, lancéolées, que certains botanistes ont considérées comme des phyllodes. Sans nous étendre sur la nature phyllodique ou non de ces feuilles, nous nous bornerons à noter que, chez le *T. myrtifolia* Sieb., par exemple, une coupe transversale dans l'une d'elles présente la structure dorsi-ventrale habituelle que l'on rencontre chez les feuilles de Dicotylédones.

5. *Xanthosia*.

Ce genre, qui appartient également en propre à la région australienne, est pour DRUDE le type d'un groupe de plantes, remarquables surtout par leur fleur, dont les sépales sont très développés et caducs.

Les *Xanthosia*, dont on a décrit un assez grand nombre d'espèces, sont généralement des plantes frutescentes, dont les organes aériens, tiges et feuilles, sont fréquemment ornés de poils tecteurs caractéristiques : ainsi, chez le *X. rotundifolia* DC. par exemple, on observe, abondants surtout autour de l'axe floral, des poils unicellulaires, grêles, allongés et irrégulièrement ramifiés.

Leur fruit, moins aplati que celui des *Didiscus*, est très semblable d'aspect à celui des *Centella* et présente comme lui généralement neuf côtes sur chaque méricarpe, toutes assez faiblement et irrégulièrement développées.

Si l'on examine une coupe transversale du fruit de *X. Hügelii* Steud. ou de *X. montana* Sieber, espèces très voisines l'une de l'autre, on observe une structure tout à fait semblable à celle que nous avons signalée chez les *Centella virgata* et *flexuosa* : méricarpe composé d'une région externe assez mince, cellulosique, renfermant au niveau des côtes les traces peu distinctes du tissu vasculaire, — et d'une région endocarpienne épaisse et fortement sclérifiée. On n'y observe pas de canaux sécréteurs.

Tandis que l'épicarpe de ces fruits est glabre, celui du *X. umbellata* R. Br. se montre couvert de poils tecteurs grêles et ramifiés, analogues à ceux de la tige et des feuilles. Toutefois, la structure interne est sensiblement la même.

De même encore, le *X. peltigera* Hooker (sub *Leucolæna*), pour lequel BUNGE a créé le genre spécial *Pentapeltis*, à cause de la forme particulière des sépales, possède un fruit semblable à celui du *X. Hügelii* Steud., très dur, avec les côtes seulement plus marquées.

6. *Schœnolæna*.

Ce genre se compose d'un petit nombre d'espèces, propres également à l'Australie et voisines des *Xanthosia* par leurs caractères floraux. Par contre, le fruit ressemble davantage à celui des *Didiscus* par ses caractères anatomiques et morphologiques.

Le fruit du *S. juncea* Benth. (sub *Xanthosia*), par

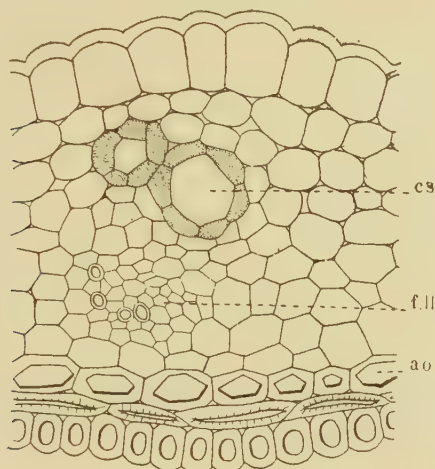


FIG. 4. — *Schœnolæna juncea*. Portion de la coupe transversale du fruit : *fl*, faisceau libéro-ligneux ; *cs*, canaux sécréteurs ; *ao*, assise oxalifère entourant l'endocarpe sclérifié. *Gr.* : 520.

exemple, se présente comme formé de deux méricarpes assez fortement comprimés latéralement ; chacun d'eux possède, en plus des côtes marginales limitant la commissure, cinq faibles côtes, souvent irrégulièrement disposées. Le péricarpe (*fig. 4*), dont l'assise épicarpienne est fortement cutinisée, comme chez les *Didiscus*, renferme, au niveau de chacune de ces cinq côtes, un faisceau vasculaire accompagné d'un canal sécréteur généralement bien déve-

loppé et parfois même dédoublé. Mais au niveau des côtes marginales, on n'observe ni faisceau vasculaire, ni canal oléifère, d'où l'on doit admettre qu'elles ne sont pas assimilables à de véritables côtes. L'endocarpe, lignifié selon le type normal, est mince, un peu plus épais seulement le long de la commissure et de la côte dorsale.

B. Azorellées.

D'une façon générale, le fruit des Azorellées possède les mêmes caractères histologiques que celui des Hydrocotylées proprement dites ; mais la forme extérieure ainsi que les caractères de détail présentent beaucoup plus de diversité et parfois des particularités très curieuses.

Ce fruit est constitué par un diakène généralement très aplati parallèlement à la commissure ; celle-ci, étroite, linéaire, comporte principalement un double cordon vasculaire, qui, exceptionnellement (*Gymnophyton*), peut devenir libre et constituer un carpophore semblable à celui des fruits d'Apioidées. Si la commissure, qui unit les deux moitiés du fruit, est ainsi presque toujours très mince, par contre, la face commissurale de chacune d'elles peut devenir très large, particulièrement chez certains fruits dont les côtes marginales se développent beaucoup plus que les autres, de manière à rappeler l'aspect des fruits de certaines Apioidées, comme les *Heracleum* et les *Thapsia*.

Les plantes qui constituent le groupe des Azorellées sont presque toutes propres à l'hémisphère austral et particulièrement abondantes en Amérique. Outre leur fruit souvent curieux, elles présentent dans leur mode de végétation des adaptations remarquables, entraînant une grande variation des caractères morphologiques, telle que leur étude systématique reste encore assez obscure, les auteurs ne s'accordant souvent pas sur la validité des genres. Nous les

décrivons dans l'ordre qui nous paraît le plus rationnel, en nous basant sur la structure du fruit.

7. *Klotzschia*.

L'unique espèce de ce genre, le *K. brasiliensis* Cham., est une plante un peu aberrante, qui, d'après les auteurs, a dans son système foliaire et son inflorescence des analogies certaines avec les *Hydrocotyle* et même avec les *Saniculées*.

Toutefois, les caractères morphologiques du fruit la rap-

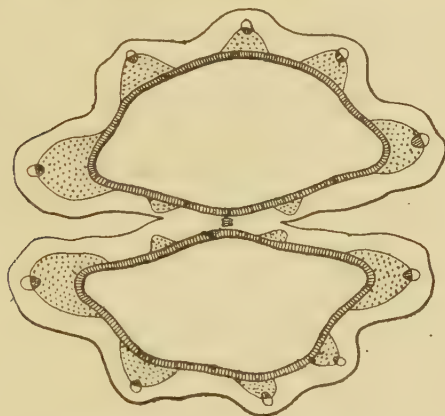


FIG. 5. — *Klotzschia brasiliensis*. La région interne du mésocarpe est sclérifiée au niveau des côtes. Gr. 25.

prochent surtout des *Azorella*. Chaque méricarpe comporte une face commissurale large, aplanie, et limitée de chaque côté par les côtes marginales, — et une face dorsale convexe, présentant trois côtes moins développées que les côtes marginales. Le péricarpe est assez épais et constitué, selon le type normal, par une zone externe de parenchyme cellulosique et par un endocarpe mince et sclérifié, limité extérieurement par l'assise oxalifère. En outre, le mésocarpe

se lignifie également à maturité, mais seulement au niveau des côtes, constituant ainsi cinq plages scléreuses contiguës à l'endocarpe, comme on peut l'observer dans les fruits d'*Hydrocotyle vulgaris* et *scaposa*.

Le péricarpe (fig. 5) renferme cinq faisceaux libéro-ligneux assez réduits, correspondant aux côtes du fruit. Quant aux canaux sécréteurs, leur existence reste encore douteuse; en tout cas ils semblent n'apparaître que tardivement et restent toujours très peu développés.

8. *Spananthe*.

Ce genre ne renferme également qu'une seule espèce, le *S. paniculata* Jacq., répandue dans toute l'Amérique tropicale. Le port général de cette plante rappelle celui du *Klotzschia brasiliensis* et est bien différent de celui des *Azorella*, auxquels certains botanistes l'ont réunie. Il est vrai que la structure du fruit justifie de tout point ce rapprochement.

Ce fruit est formé de deux méricarpes fortement comprimés sur le dos et unis entre eux par une mince columelle. Chacun d'eux présente cinq côtes assez saillantes, trois à la face dorsale, les deux autres à la face commissurale, de chaque côte de la columelle. On remarque donc que la face commissurale n'est plus limitée latéralement par les côtes marginales, rejetées en dedans sur cette face elle-même, et ce caractère se retrouve chez les *Azorella* typiques, tels que l'*A. trifurcata* Hook. Le péricarpe, parenchymateux dans sa région externe, renferme un faisceau vasculaire au niveau de chacune des côtes, mais pas de canaux sécréteurs distincts, et l'endocarpe, lignifié comme normalement, constitue autour de la loge séminale une gaine d'épaisseur uniforme.

Signalons enfin que, comme chez beaucoup d'autres plan-

tes du même groupe, le parenchyme mésocarpien se sépare de l'épicarpe, à la maturité du fruit, et se résorbe en partie.

9. *Azorella*.

Ce genre est important, non seulement par le nombre des espèces qu'il renferme, mais aussi par leur adaptation aux hautes régions alpines des terres antarctiques. Cet habitat donne à la plupart d'entre elles un mode de végétation particulier, qui se traduit non seulement par une réduction notable des organes végétatifs, mais aussi par d'importantes modifications anatomiques et histologiques dans la structure intime de ces organes, ainsi que l'ont constaté DRUDE (1) et TERNETZ (2). Toutefois, ces modifications ne se retrouvent pas dans le fruit, et la structure de cet organe varie relativement peu parmi les différentes espèces que nous avons étudiées.

Un premier exemple nous est offert par le fruit de l'*A. peduncularis* Benth. et Hook., type du sous-genre *Pectophytum*, dont on peut rapprocher les *A. utriculata* Gris. et *A. pulvinata* Wedd. Chez ces plantes, originaires toutes trois de la Cordillère des Andes, le fruit est formé de deux méricarpes dépourvus de côtes distinctes, à face commissurale plane, à face dorsale régulièrement convexe. Le péricarpe est très épais ; sa partie externe, de nature cellulosique, renferme cinq faisceaux vasculaires régulièrement disposés et accompagnés chacun d'un canal sécréteur assez peu développé. L'endocarpe est tout particulièrement épais, constitué par de nombreuses fibres enchevêtrées, fortement sclérifiées. Enfin, le fruit mûr présente, comme celui du *Spananthe paniculata*, une résorption partielle du parenchyme cellulosique du péricarpe.

(1) DRUDE, l. c., p. 79.

(2) TERNETZ, Morph. u. Anat. d. *Azorella Selago* Hook. f. (*Bot. Zeit.*, 1902, 1-20, taf. I.)

Le fruit des *A. trifoliolata* Clos et *A. diversifolia* Clos, espèces du sous-genre *Schizeilema* Hook., propres au Chili, se distingue du précédent par sa forme plus aplatie et par la présence de cinq faibles côtes sur chaque méricarpe. La structure anatomique est sensiblement la même; toutefois l'endocarpe est beaucoup moins épais et paraît se sclérifier plus tardivement. Les canaux sécréteurs sont également très peu développés.

Enfin, chez les *A. multifida* Pers. et *A. trifurcata* Hook., des Andes du Chili et de Magellan, et qui appartiennent au groupe typique des *Azorella*, le fruit fig. 6.

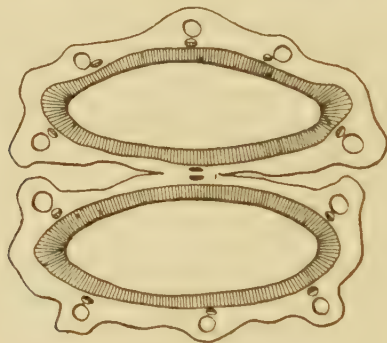


FIG. 6. — *Azorella trifurcata*. L'endocarpe sclérifié est très épais, et les canaux sécréteurs accompagnant les faisceaux libéro-ligneux sont très développés. Gr. : 25.

présente sur chaque méricarpe cinq côtes saillantes, disposées comme dans le fruit du *Spananthe paniculata*. Au niveau de chacune d'elles, le péricarpe renferme un faisceau vasculaire accompagné d'un canal sécréteur généralement très développé; l'endocarpe est épais et fortement sclérifié.

Ajoutons aussi que nous avons observé, dans un fruit d'*A. trifurcata* Hook., la présence de trois carpelles dis-

tincts, chacun d'eux possédant en propre une loge entourée d'un endocarpe sclérifié, mais dont l'un, moins développé que les autres, ne renfermait pas de graine (fig. 7.) Cette curieuse anomalie mérite d'être signalée, car si des

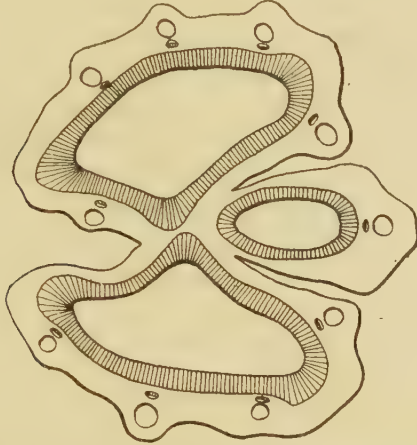


FIG. 7. — *Azorella trifurcata*. Coupe transversale d'un fruit anormal offrant trois loges. Gr. : 25.

cas exceptionnels identiques ont été déjà rencontrés chez d'autres Ombellifères, ils n'en restent pas moins toujours assez rares.

10. *Huanaca*.

Le *Huanaca acaulis* Cav. est une petite plante du Chili rappelant les *Azorella* par son mode de végétation. Aussi certains botanistes, DRUDE en particulier, ne la considèrent-ils que comme le type d'un sous-genre d'*Azorella*; d'autres, au contraire, comme BAILLON par exemple, la rapprochent plutôt des *Mulinum* et lui adjoignent plusieurs espèces australiennes du genre *Diplaspis*. Celles-ci nous étant restées inconnues, nous ne parlerons ici que de l'espèce type, le *H. acaulis* Cav.

Si l'on examine le fruit de cette plante, on remarque que sa structure se trouve en effet assez exactement intermédiaire entre celle du fruit des *Azorella* et celle que l'on observe chez les *Mulinum*. La forme extérieure des méricarpes, dont la face dorsale est légèrement concave, et dont les côtes, surtout les côtes intermédiaires qui limitent cette face dorsale, sont généralement bien accusées, rappelle un peu celle du fruit des *Mulinum*, mais l'absence de côtes aliformes et la structure anatomique doivent plutôt rapprocher la plante des *Azorella*, particulièrement du sous-genre *Schizeilema*. Le péricarpe, sclérifié dans sa région interne, est assez mince et présente cinq faisceaux vasculaires peu développés, dépourvus de canaux sécréteurs distincts.

11. *Dickinsia*.

Le *Dickinsia hydrocotyloides* Franchet paraît être une exception dans le groupe des *Azorellées*, puisque c'est le seul représentant actuellement connu de cette tribu en Asie. A vrai dire, le port extérieur de cette plante, qui croît dans les montagnes du Thibet et du Yunnan, ne ressemble guère à celui des *Azorella*, mais la forme et la structure du fruit ne peuvent laisser aucun doute sur ses affinités avec ce groupe de plantes.

Ce fruit, qui rappelle un peu celui du *Huanaca acaulis* Cav., est formé de deux méricarpes à face dorsale légèrement concave et limitée de chaque côté par les côtes intermédiaires. Celles-ci sont plus développées que chez les *Huanaca*, et simulent déjà des ailes rudimentaires, comme celles que l'on observe, par exemple, dans le fruit des *Hermas* et des *Diposis*. La cavité séminale, spacieuse, se prolonge de chaque côté dans l'épaisseur même des ailes, mais seule la partie médiane de cette loge est

occupée par la graine à maturité, ainsi que nous le verrons également chez les plantes du groupe des *Mulinum*.

Le péricarpe (*fig. 8*), est mince et constitué selon le type normal d'un endocarpe sclérifié limité extérieurement

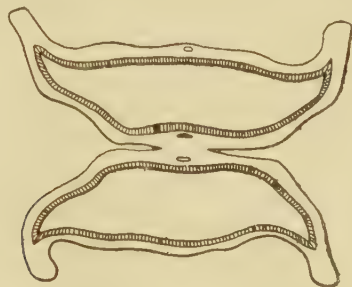


FIG. 8. — *Dickinsia hydrocotyloides*. Chaque méricarpe est à peu près dépourvu de faisceaux libéro-ligneux et de canaux sécréteurs. Gr. : 25.

ment par une assise oxalifère, et d'une région externe cellulosique. Mais, dans celle-ci, l'on ne peut distinguer nettement aucun élément de tissu vasculaire et le système sécréteur paraît aussi à peu près atrophié; il en est de même des côtes dorsale et marginales des méricarpes.

12. *Pozoa*.

L'espèce type de ce genre, le *P. hydrocotylifolia* Field. et Gardn., est une plante propre au Brésil, dont le fruit se fait remarquer par son aspect particulier.

Chaque méricarpe, vu en coupe transversale (*fig. 9*), est en effet fortement réniforme à cause de la concavité accentuée de la face dorsale, et la loge séminale ainsi que la graine affectent la même forme caractéristique. Néanmoins, il existe encore cinq côtes bien accusées, régulièrement disposées, auxquelles correspondent dans le péricarpe

cinq faisceaux vasculaires accompagnés chacun d'un canal sécréteur bien développé. L'endocarpe est fortement scléreux et un peu épaissi vers les bords latéraux de chaque méricarpe.

Enfin, bien avant la maturité du fruit, on y observe

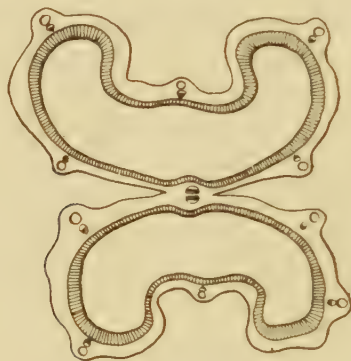


FIG. 9. — *Pozoa hydrocotylifolia*. Tous les faisceaux libéro-ligneux sont pourvus d'un canal sécréteur bien développé. Gr. : 25.

déjà cette résorption partielle du parenchyme cellulosique que nous avons fréquemment signalée chez les Azorellées, ce parenchyme ne formant plus finalement qu'une mince couche autour de l'endocarpe et des faisceaux vasculaires.

13. *Bustillosia*.

De même que pour le genre *Huanaca* précédemment cité, la validité du genre *Bustillosia* est loin d'être reconnue par tous les botanistes, qui sont même généralement d'accord pour le considérer plutôt comme une simple section du genre *Asteriscium* Cham. et Schl. N'ayant pas eu sous les yeux de fruit d'*Asteriscium* véritable, nous ne saurions insister sur l'opportunité de ce rapprochement ;

mais le fruit du *Bustillosia chilensis* Clos, type du genre *Bustillosia*, est si différent d'aspect de celui des *Gymnophyton*, que l'on réunit également dans le même genre *Asteriscium*, que la séparation de ces deux sous-genres nous paraît indispensable.

Non seulement, en effet, le *B. chilensis* Clos possède le même genre d'inflorescence que le *Pozoa hydrocotylifolia* Field. et Gardn., mais le fruit lui-même offre, en coupe transversale, le même aspect réniforme caractéristique aussi accentué. Chaque méricarpe présente également cinq côtes, correspondant aux cinq faisceaux vasculaires du péricarpe, chacun de ceux-ci étant accompagné d'un canal sécréteur peu développé ; l'endocarpe est mince et de structure normale.

Ce fruit est donc tout différent du fruit ailé des *Gymnophyton* et des *Mulinum*, que nous décrirons plus loin, et il semble aussi, d'après les descriptions qui en ont été données, que le fruit des *Asteriscium* véritables soit construit sur le même type. En ce cas, il faudrait donc exclure ce genre du groupe des *Mulinum*, où l'a placé DRUDE.

Dans les genres suivants en effet : *Laretia*, *Diposis*, *Gymnophyton*, *Mulinum* et *Hermas*, le fruit présente cette particularité d'avoir deux côtes de chaque méricarpe beaucoup plus développées que les autres et aliformes. DRUDE, dans son étude systématique des Ombellifères, a fondé sur ce caractère son groupe des Astériscinées. Nous venons de montrer toutefois que ce nom ne peut être conservé, le fruit des *Asteriscium* étant vraisemblablement bien différent. Ces cinq genres n'en mériteraient peut-être pas moins d'être réunis en un groupe distinct, si l'existence de formes intermédiaires précédemment décrites (*Dickinsia*, *Huanaca*) ne les rattachaient tout naturellement aux *Azorella*.

14. *Laretia*.

La seule espèce de ce genre, le *L. acaulis* Gill., est une petite plante du Chili, assez semblable d'aspect aux *Azorella*, mais remarquable par le grand développement de ses fruits et la singularité de leur structure.

Ce fruit est formé de deux méricarpes unis par une

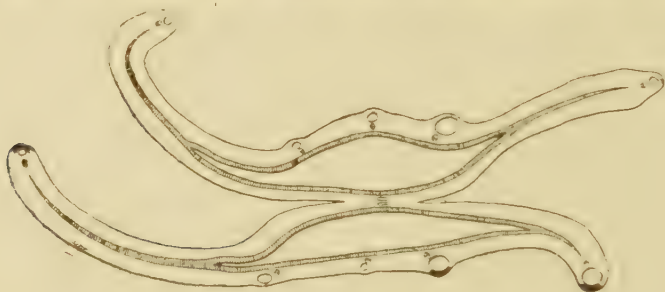


FIG. 10.— *Laretia acaulis*. L'endocarpe sclérifié se prolonge jusqu'à l'extrémité de chacune des ailes, inégalement développées. Chaque faisceau libéro-ligneux est pourvu d'un canal sécréteur très apparent. Gr. : 10.

mince columelle, et dont la face commissurale s'élargit considérablement de chaque côté par suite du développement des côtes marginales, dilatées en forme d'ailes. La face dorsale est à peine convexe et généralement dépourvue de côtes bien nettes, le développement de celles-ci ne présentant aucune constance et étant lié à celui du système sécréteur.

En section transversale (*fig. 10*), chaque méricarpe présente la même structure histologique que celle des fruits des autres Hydrocotylées : la région externe cellulosique du péricarpe renferme cinq faisceaux vasculaires, dont trois à la face dorsale, les deux autres à l'extrémité de chacune des ailes ; chacun de ces faisceaux est accompagné d'un canal sécréteur, parfois très développé. L'endocarpe est mince et sclérifié et prolongé de chaque côté dans toute la

longueur des ailes par une zone de tissu scléreux. La loge séminale, prolongée de même au niveau des ailes, et la graine sont aussi fortement comprimées parallèlement à la face commissurale.

Ce fruit, caractérisé par le développement aliforme des côtes marginales, se distingue par ce fait même du fruit des autres *Azorellées* également pourvu d'ailes ; chez toutes les autres en effet, celles-ci sont constituées par les côtes intermédiaires et non par les côtes marginales. La disposition des faisceaux libéro-ligneux et des canaux sécréteurs dans le fruit confirme cette différence essentielle.

15. *Diposis*.

Les espèces de ce genre présentent cette particularité d'avoir pour inflorescences des ombelles composées. Le type en est le *D. saniculæfolia* DC. plante originaire de l'Uruguay.

Le fruit de cette plante est également ailé, mais moins aplati que celui du *Laretia acaulis* Gill., dont il se distingue surtout par ce fait que ce n'est pas la face commissurale des méricarpes, mais leur face dorsale, qui est explanée et élargie par suite du développement des côtes intermédiaires en ailes ; celles-ci sont du reste de dimension beaucoup plus réduite que celles du *Laretia*. La face commissurale est par contre convexe et présente de chaque côté de la columelle une faible côte, qui correspond donc à une des côtes marginales aliformes du fruit de *Laretia*.

A part cela, la structure anatomique est à peu près la même. Les faisceaux vasculaires y sont toutefois très peu développés, ainsi que les canaux sécréteurs qui les accompagnent ; ils sont au nombre de cinq dans chaque méricarpe : un au milieu de la face dorsale et correspondant à

la côte dorsale obsolète, un au sommet de chacune des ailes, un au niveau de chacune des côtes de la face commissurale.

16. *Gymnophyton*.

Ce genre, que la plupart des botanistes réunissent au genre *Asteriscium*, très probablement à tort, renferme des plantes sud-américaines, propres surtout au Chili, remarquables par l'extrême réduction de leur appareil foliaire.

Leur fruit est constitué tout à fait selon le même type

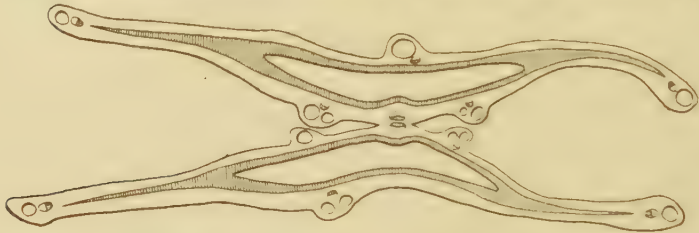


FIG. 11. — *Gymnophyton polycephalum*. Le nombre des canaux sécréteurs accompagnant chacun des faisceaux libéro-ligneux varie de un à trois. Gr. : 25.

que celui des *Diposis*, mais il est encore plus comprimé parallèlement à la face commissurale, et les côtes intermédiaires aliformes sont beaucoup plus développées. En outre, nous avons déjà signalé que le mince cordon vasculaire qui unit les deux méricarpes, se libère parfois à maturité et constitue un véritable carpophore analogue à celui des fruits d'Apioidées.

Si l'on fait une coupe transversale dans un méricarpe du fruit de *G. polycephalum* Clos, par exemple (fig. 11, on voit que non seulement les côtes intermédiaires prolongées en ailes longues et grêles, mais aussi la côte dorsale et les côtes commissurales sont bien marquées. Le péricarpe renferme un faisceau vasculaire au niveau de chacune de

ces côtes et un au sommet de chaque aile ; ces faisceaux sont accompagnés de canaux sécréteurs de large diamètre, souvent au nombre de deux ou trois pour un même faisceau. L'endocarpe est fortement sclérifié, assez épais à la base des ailes et prolongé dans toute leur longueur, comme chez le *Laretia acaulis*, par une bande de tissu scléreux.

On observe une structure tout à fait analogue dans le fruit des *G. robustum* Clos et *G. flexuosum* Clos ; toutefois, chez ce dernier, il semble n'y avoir qu'un seul canal sécréteur dans l'épaisseur de chaque côte du fruit.

17. *Mulinum*.

Nous ne saurions trouver entre le *M. spinosum* Pers., type de ce genre, et les *Gymnophyton*, que nous venons de décrire, des différences bien appréciables, et nous sommes porté à croire que les *Gymnophyton* sont en réalité beaucoup plus assimilables aux *Mulinum* qu'aux *Asteriscium*.

Quoi qu'il en soit, le fruit du *M. spinosum* Pers., plante sud-américaine, présente dans sa morphologie externe, comme dans sa structure anatomique, la plus grande ressemblance avec celui du *Gymnophyton polycephalum* Clos. Il ne s'en distingue guère que par ses ailes moins grêles et bien plus irrégulièrement développées, les deux ailes d'un même méricarpe étant souvent très inégales ; en outre, les autres côtes sont moins saillantes, le péricarpe plus épais et le fruit moins aplati dans son ensemble, la face dorsale des méricarpes étant plutôt concave. Mais la disposition des faisceaux vasculaires, qui sont accompagnés chacun de un ou deux canaux sécréteurs parfois très développés, est tout à fait la même.

On peut à ce sujet signaler une curieuse erreur de BAILLON

et de DRUDE, qui considèrent les ailes du fruit des *Mulinum* comme constituées non par les côtes intermédiaires, mais par un prolongement anormal du parenchyme péri-carpien intercostal, en se basant sur ce fait que les faisceaux vasculaires correspondant aux côtes intermédiaires seraient situés sur la face dorsale, à la base même des ailes et non au sommet. En réalité, une coupe transversale dans le fruit du *M. spinosum* Pers. montre qu'il n'en est rien et que ces faisceaux libéro-ligneux n'existent bien qu'au sommet même des ailes.

18. *Hermas*.

Les espèces de ce genre sont généralement considérées comme représentant dans l'Afrique australe les *Mulinum* américains. Pourtant leur appareil végétatif est notablement différent et leur donne un faciès général tout autre. Les feuilles surtout sont remarquablement développées, très grandes, entières, à nervures saillantes et réticulées. Leur structure assez particulière mérite aussi d'être mentionnée.

Si l'on observe, par exemple, une coupe transversale d'une feuille d'*H. villosa* Thunb., on y remarque surtout deux caractères particuliers : tout d'abord l'épais revêtement de poils tecteurs unicellulaires, grêles, assez courts, mais très serrés, que présente la face inférieure, — en second lieu, la disposition de l'épiderme supérieur, formé d'une assise de cellules allongées transversalement et simulant une assise de tissu palissadique. Nous n'insisterons d'ailleurs pas davantage sur la structure de cette feuille, dont la description a déjà été donnée par DUBOULE (1).

Le fruit des *Hermas*, bien que rappelant celui des *Mu-*

(1) DUBOULE. — Anatomie comparée de la feuille dans le genre *Hermas* (*Arch. Sc. phys. et natur.*, VII, 1899, 446-480, pl. 4, et *Bull. Lab. Bot. génér. de Genève*, II, 37-72).

linum par ses côtes aliformes, n'en possède pas moins quelques particularités dignes d'attention.

Considérons tout d'abord le fruit de l'espèce la plus connue, l'*H. villosa* Thunb., ou de sa variété *depauperata* L. (fig. 12). Il est formé de deux méricarpes ailés, géné-

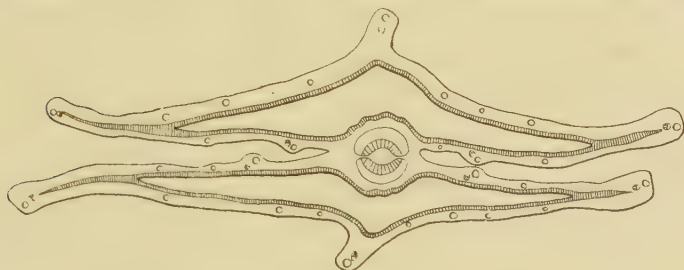


FIG. 12. — *Hermas villosa*. Le péricarpe renferme des canaux sécréteurs disséminés dans toute la région externe cellulosique. Gr. : 20.

ralement moins aplatis que chez les *Gymnophyton* et possédant chacun une côte dorsale très saillante.

En coupe transversale, ces méricarpes se montrent unis par une large commissure et un cordon vasculaire volumineux. Chacun d'eux présente sur sa face commissurale, de chaque côté de la columelle, une côte très faible. Cette face, presque plane, est prolongée de chaque côté par les côtes intermédiaires, qui constituent les ailes comme chez les *Diposis* et les *Gymnophyton*, moins développées toutefois que chez ces derniers. La face dorsale, contrairement à ce que l'on observe chez les *Mulinum*, est convexe et présente une côte médiane remarquablement développée. La loge séminale, élargie et fortement comprimée, renferme une graine apparemment campylospermée par suite de l'épaisseur exceptionnelle du carpophore.

La structure histologique du fruit ressemble à celle des genres précédents : le péricarpe est formé d'une zone externe cellulosique et d'un endocarpe très mince, sclérifié,

prolongé au niveau des ailes. A chacune des côtes, ainsi qu'au sommet de chaque aile, correspond un faisceau vasculaire accompagné d'un canal sécréteur. Mais ce qui distingue ce fruit de tous ceux que nous avons examinés jusqu'à présent, c'est la présence de canaux sécréteurs, parfois assez développés, disséminés dans tout le parenchyme péricarpien. Cette répartition des canaux oléifères, exceptionnelle parmi les Hydrocotylées, paraît caractéristique du genre.

Nous avons, en effet, observé un appareil sécréteur analogue, parfaitement développé, dans le péricarpe chez une autre espèce, l'*H. capitata* Thunb. Pourtant ce fruit, plus petit que le précédent, en diffère également par son aspect morphologique, qui rappelle celui du fruit de *Huanaca acaulis* Cav., décrit plus haut : le faible développement des côtes et en particulier l'absence d'ailes lui impriment ce faciès particulier.

19. *Drusa*.

Beaucoup de botanistes, contestant la validité de ce genre, l'ont assimilé au genre *Bowlesia*, sans doute à cause de la grande analogie que présentent les organes végétatifs dans toutes ces plantes. Bien plus, si l'on consulte les descriptions qu'ont données du genre *Bowlesia* des auteurs autorisés, tels que BENTHAM et HOOKER, ou BAILLON, on constate que les caractères génériques indiqués, ceux du moins basés sur la structure du fruit, ne s'appliquent bien qu'aux espèces du genre *Drusa*, et nullement aux *Bowlesia* véritables, dont le fruit est construit sur un tout autre type. Cette confusion ne s'explique guère que par une étude très incomplète de ces plantes, car le *D. oppositifolia* DC., plante originaire des Iles Canaries et type du genre *Drusa*, présente des particularités telles,

quant à la structure du fruit, que son individualité propre ne nous paraît pas un instant douteuse.

Nous ajouterons même que l'étude de ce fruit permet de considérer cette plante comme aussi voisine des *Mulinum* et des *Gymnophyton*, ainsi que l'admet DE CANDOLLE, que des *Bowlesia*. On lui a du reste adjoint une autre espèce, d'origine américaine, le *D. (Bowlesia) acutangula* Benth. ; mais celle-ci nous étant inconnue et son origine pouvant laisser quelque doute sur ses véritables affinités, nos observations n'auront trait qu'au seul *D. oppositifolia* DC.



FIG. 13. — *Drusa oppositifolia*. Un des méricarpes, avec ses poils glochidiés, vu par la face dorsale. Gr. : 5.

Le fruit de cette plante, un des plus curieux dans toute la famille des Ombellifères (fig. 13), peut atteindre un développement presque aussi grand que celui du *Laretia acaulis* Gill. Il est constitué par deux méricarpes fortement comprimés sur le dos, à face commissurale convexe, à face dorsale plane, prolongée de chaque côté par de fortes expansions aliformes, représentant les côtes intermédiaires, comme chez les *Gymnophyton*. Mais, tandis que, chez ceux-ci, les ailes sont constituées par une expansion continue depuis le sommet jusqu'à la base du méricarpe, elles présentent, dans le fruit du *D. oppositifolia* DC., une série d'échancrures régulièrement disposées et séparées les unes des autres par des sortes d'aiguillons (fig. 14) appelés généralement « poils glochidiés ».

Ce nom est d'ailleurs impropre, car l'origine de ces organes est beaucoup plus complexe que celle des poils en général : ils possèdent en effet la même structure histologique que le péricarpe lui-même, c'est-à-dire une gaine

de parenchyme mou entourant un cordon scléreux, prolongement direct de l'endocarpe. En outre, ils présentent au sommet un faible renflement central entouré d'une couronne de quatre à six crochets recourbés en hameçons, d'où le nom donné à ces aiguillons.



FIG. 14. — *Drusa oppositifolia*. Poil glochidié du péricarpe. Gr. : 100.

Le fruit présente du reste également à sa surface, en faible abondance toutefois, des poils véritables d'origine épidermique : ce sont des poils étoilés, très grêles, assez semblables d'aspect à ceux que l'on observe chez les *Bowlesia*. Des poils analogues se retrouvent, en beaucoup plus grand nombre, et mêlés de longs poils tecteurs pluricellulaires non ramifiés, sur tous les organes aériens de la plante et particulièrement à la face inférieure des feuilles.

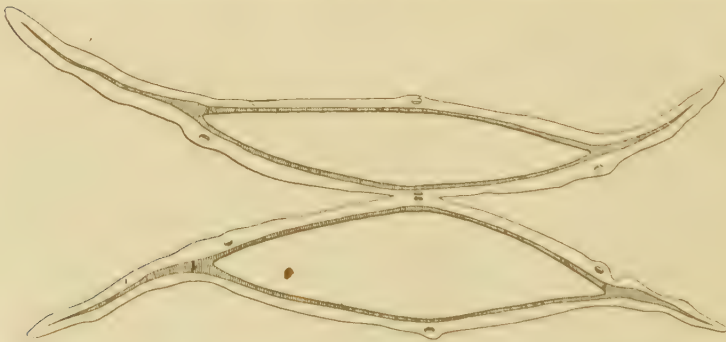


FIG. 15. — *Drusa oppositifolia*. Chacun des méricarpes ne possède que trois faisceaux libéro-ligneux et semble dépourvu d'éléments sécréteurs. Gr. : 15.

Quant aux aiguillons dits « poils glochidiés », si caractéristiques du *Drusa*, ils existent également en abon-

dance sur la tige, où ils semblent localisés uniquement le long des côtes.

La structure histologique du fruit (*fig. 15*) paraît assez simplifiée, tout en conservant l'aspect général du fruit des *Gymnophyton*, *Diposis*, etc. A la face dorsale se voit un faisceau vasculaire très petit, correspondant à la côte dorsale à peine marquée; la face commissurale présente de même un faisceau libéro-ligneux à la base de chacune des ailes. Ces deux faisceaux, les seuls que l'on observe à la face commissurale, représentent évidemment les côtes marginales, tandis que ceux qui correspondraient aux côtes intermédiaires ont disparu, par suite du développement tout particulier de celles-ci. Enfin l'appareil sécréteur paraît aussi tout à fait atrophié. L'endocarpe est mince, sclérifié et prolongé dans toute la longueur des ailes, comme chez les *Gymnophyton*.

21. *Bowlesia*.

Ce genre, dont on a décrit un assez grand nombre d'espèces, comprend des plantes originaires des régions chaudes des deux Amériques, surtout de la région andine, se distinguant assez nettement des autres types d'Azorellées pour qu'on les considère parfois comme le noyau d'un groupe distinct. Toutefois, l'existence de formes intermédiaires, telles que le *Drusa oppositifolia* DC., les rattache rationnellement aux *Mulinum*, d'autant que leur fruit, s'il est beaucoup moins aplati dans son ensemble, ne présente pas les traits essentiels du fruit des Hydrocotylées proprement dites.

La structure de la tige aérienne des *Bowlesia* révèle déjà des modifications dans le type normal propre aux Ombellifères. En effet, tandis que, chez les autres Hydrocotylées, que nous avons examinées à ce point de vue (*Didiscis cœruleus* DC. et *D. pilosus* Benth., *Xanthosia*

rotundifolia DC., *Hermas villosa* Thunb., *Actinotus Helianthi* Labill.), cet organe possède la même structure que chez la plupart des Apioidées et des Saniculées, particulièrement en ce qui concerne l'anneau vasculaire formé de nombreux faisceaux libéro-ligneux réunis par une gaine commune de sclérenchyme. — la tige du *Bowlesia tenera* Spr., par exemple, se montre entièrement formée de parenchyme homogène, très mou, lacuneux, légèrement collenchymateux seulement le long des côtes. Les faisceaux vasculaires, régulièrement disposés en cercle au milieu de ce parenchyme, sont isolés les uns des autres et complètement dépourvus d'éléments de soutien, et les canaux sécréteurs, peu développés, sont situés au dos de ces faisceaux.

Mais la particularité la plus intéressante des *Bowlesia* est évidemment le revêtement de poils tecteurs étoilés que présentent les organes aériens. Ces poils, que nous retrouverons à propos du fruit, se distinguent aisément des autres formations piliformes des Hydrocotylées et peuvent même être considérés parmi les plus caractéristiques que l'on rencontre chez les Phanérogames.

Le fruit de ces plantes n'est pas moins remarquable. DRUDE signale déjà comme un caractère générique la présence, au dos de chacun des méricarpes, d'un large espace vide simulant une deuxième loge, séparée par l'endocarpe de la loge séminale, qui n'occupe ainsi que la moitié interne du méricarpe. Suivant le même auteur, ce caractère n'apparaîtrait manifestement que dans le fruit frais et passerait ainsi inaperçu dans l'étude des fruits ayant subi une dessiccation. •

Or, parmi les quatre espèces du genre que nous avons eues sous les yeux : *B. tenera* Spreng., *B. elata* Clos, *B. nigripetala* Clos et *B. multiradiata* Colla, seul le fruit du *B. tenera* Spr., espèce qui a été également étudiée et

figurée par DRUDE, nous a présenté cette vaste lacune dorsale si caractéristique ; chez les trois autres, le fruit ne présente aucune indication de celle-ci, si ce n'est que parfois le parenchyme cellulosique du péricarpe paraît plus ou moins détaché de l'épicarpe et de l'endocarpe, mais

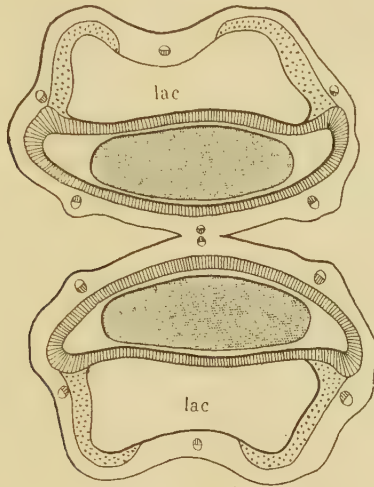


FIG. 16. — *Bowlesia tenera*. La loge séminale n'occupe que la moitié interne de chaque méricarpe, l'autre moitié étant constituée par une lacune, *lac.*, bordée sur ses côtés de tissu légèrement sclérifié (représenté en pointillé). Gr. : 25.

nous avons vu que cela arrive fréquemment dans les fruits mûrs d'*Azorellées*. En outre, le fruit de ces trois espèces diffère encore notablement de celui du *B. tenera* par la structure de l'épicarpe et surtout par le développement beaucoup plus considérable des poils tecteurs. Il nous paraît donc très vraisemblable que le caractère observé par DRUDE chez le *B. tenera*, et étendu par lui au genre entier, ne soit nullement commun à toutes les espèces et que celles-ci puissent être elles-mêmes réparties en plusieurs sous-genres.

En tout cas, le fruit des *Bowlesia* offre toujours, grâce au développement des poils étoilés, un aspect des plus caractéristiques. Etudions tout d'abord celui du *B. tenera* Spreng. (fig. 16) : il se compose de deux méricarpes presque

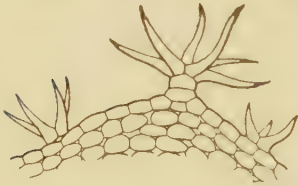


FIG. 17. — *Bowlesia tenera*.
Poils étoilés de l'épicarpe,
Gr. : 100.

cylindriques, à peine comprimés sur le dos et unis entre eux par une mince columelle.

Une coupe transversale dans l'un de ces méricarpes permet d'observer, autour de l'épicarpe des poils étoilés assez nombreux, mais relativement peu développés (fig. 17) : chacun d'eux se compose d'un court pédicelle, formé de une à deux cellules aplaties, et d'un petit nombre de branches, rarement plus de six.

Le péricarpe présente une zone externe cellulosique renfermant cinq faisceaux vasculaires régulièrement disposés et correspondant à cinq faibles côtes, mais dépourvus de canaux sécréteurs distincts. L'endocarpe, assez mince, mais fortement lignifié et entouré de l'assise oxalifère normale, double cette zone cellulosique dans la moitié interne du méricarpe ; mais il s'en détache brusquement, au niveau des côtes intermédiaires, en constituant une mince cloison transversale, qui sépare la cavité seminale d'une autre cavité de dimension à peine inférieure et occupant toute la moitié dorsale du méricarpe. Cette vaste lacune dorsale se trouve donc limitée d'un côté par l'assise oxalifère de l'endocarpe et de l'autre par le mesocarpe ; celui-ci se lignifie légèrement à la maturité du fruit, au moins sur les parties latérales de cette cavité, qui se trouve par ce fait constamment maintenue béante.

On ne trouve par contre pas trace de cette cavité, ni de lignification partielle du mesocarpe dans le fruit du *B.*

elata Clos (*fig. 18*), dont chaque méricarpe présente ainsi une face dorsale aplanie et non convexe comme chez le précédent : la forme générale du fruit rappelle donc davantage celle du fruit des autres Azorellées.

Mais cette espèce se fait remarquer par la structure de

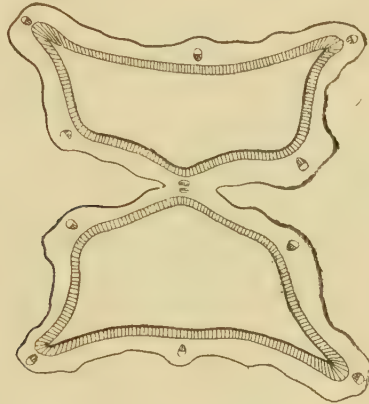


FIG. 18. — *Bowlesia elata*. Les méricarpes sont dépourvus de lacune dorsale. Gr. : 25.

l'épicarpe (*fig. 19*), dont chaque cellule présente une petite papille (rappelons que l'on observe la même particularité dans le fruit d'une *Hydrocotylée* proprement dite, le *Didiscus hirtus* Benth.). En outre, les poils tecteurs étoilés, plus nombreux que sur le fruit du *B. tenera*, sont aussi beaucoup plus développés : ils se composent d'un pédicelle pluricellulaire, souvent allongé, et de branches nombreuses et grêles ; ces poils, dont les branches s'enchevêtrent fréquemment, donnent à une coupe du fruit un aspect des plus singuliers.

Toutefois, la structure anatomique interne est sensiblement la même que chez l'espèce précédente : le système sécréteur, en particulier, paraît tout à fait atrophié.

Les *B. nigripetala* Clos et *B. multiradiata* Colla ont un fruit très semblable à celui du *B. elata* Clos, avec des papilles épicarpiennes et des poils étoilés peut-être encore plus développés.

Bref, on peut conclure d'après ces dernières espèces



FIG. 19. — *Bowlesia elata*. Poils étoilés de l'épicarpe papilleux. Gr. : 100.

que, la singularité de l'épicarpe mise à part, le fruit des *Bowlesia* n'est pas sensiblement différent de celui des autres Azorellées et que celui du *B. tenera* Spr. constitue plutôt une exception, liée probablement à un fait biologique, dont la nature reste encore douteuse.

21. *Actinotus*.

Nous terminons l'étude des Hydrocotylées par un genre aberrant, le genre *Actinotus*, que l'on a rangé tantôt parmi les Saniculées au voisinage du genre *Petagnia*, tantôt parmi les Hydrocotylées du groupe des *Xanthosia*. Il renferme des plantes originaires d'Australie et atteignant parfois un développement assez considérable. L'épais revêtement de poils tecteurs qui couvre leurs organes aériens leur communique un faciès particulier et la

singularité de leur fruit semble difficilement leur assigner une place précise parmi les autres Ombellifères.

On remarque de suite, en considérant une ombelle fructifiée d'*Act. Helianthi* Lab., espèce type du genre, que chaque fruit, au lieu d'être composé de deux méricarpes

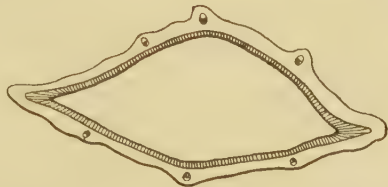


FIG. 20. — *Actinotus Helianthi*. Coupe transversale du fruit qui est uniloculaire, vraisemblablement par avortement de la cloison intercarpellaire. Gr. : 25.

distincts, selon le type normal, est réduit à un akène simple, fortement comprimé sur le dos et abondamment couvert de poils.

Vu en coupe transversale (fig. 20), ce fruit présente une forme transversalement oblongue, prolongée à chaque extrémité en une côte obtuse ; les deux faces sont convexes, mais l'une d'elles toujours plus faiblement que l'autre, et chacune présente trois côtes plus ou moins prononcées.

L'épicarpe (fig. 21) est formé de cellules à cuticule externe assez épaisse et notablement plus grandes que les autres cellules du péricarpe. Les nombreux poils tecteurs dont il est revêtu sont très longs, grêles, pluricellulaires et présentent des ramifications verticillées, qui les différencient à première vue des poils observés chez le *Xanthosia rotundifolia* DC.

Le mésocarpe, très mince et réduit à deux ou trois assises de cellules, renferme six faisceaux libéro-ligneux, correspondant aux six côtes faciales du fruit, les deux marginales paraissant en être dépourvues. Le système sécréteur est tout à fait atrophié. Enfin la région interne du péricarpe présente tous les caractères de l'endocarpe nor-

mal des Hydrocotylées : elle est mince et fortement lignifiée, épaissie seulement au niveau des côtes marginales.

De la disposition des faisceaux vasculaires dans ce fruit,



FIG. 21. — *Actinotus Helianthi*. Poils ramifiés de l'épicarpe. Gr. : 100.

on déduit clairement qu'il est construit sur le type bicarpellé normal, ce qu'atteste d'ailleurs la présence de deux styles également développés. Il semble donc que c'est par avortement de la cloison interloculaire que le fruit ne renferme qu'une seule loge, dans laquelle ne se développe qu'un seul ovule. Nous verrons plus loin que chez d'autres Ombellifères, et en particulier chez les *Lagarcia*, dont le fruit est également uniovulé, cette réduction a lieu selon un tout autre processus, par suite de l'atrophie d'un des carpelles. Il est bon toutefois de remarquer que même chez l'*Act.*

Helianthi Lab. les deux

carpelles ne paraissent pas également développés, puisque l'une des faces du fruit est toujours moins convexe que l'autre. Or cette différence ne s'observe pas dans le fruit de *Petagnia saniculaefolia* Guss., dont le mode de développement, ainsi que nous le verrons ultérieurement, est pourtant tout à fait analogue.

C'est cette similitude dans l'évolution des organes constitutifs du fruit qui a conduit la plupart des botanistes à rapprocher les *Actinotus* des *Petagnia* et à les ranger parmi les Saniculées. Nous ne saurions toutefois admettre ce point de vue, car les caractères anatomiques et histologiques du péricarpe éloignent au contraire les *Actinotus* des Saniculées pour les rapprocher des Hydrocotylées : la constitution et la sclérification de l'endocarpe constituent en effet avec ces derniers un lien d'étroite parenté. L'abondant développement et la structure des poils tecteurs des organes aériens en sont un autre, et l'on sait d'autre part que les Saniculées sont presque toujours des plantes glabres.

La structure de la tige de l'*Act. Helianthi* Lab. présente également de grandes analogies avec celle des *Xanthosia*, particulièrement en ce qui concerne l'absence de faisceaux collenchymateux dans l'écorce ; mais le rapprochement réalisé par DRUDE entre ces deux genres nous paraît pourtant erroné, car le fruit des *Actinotus* est fortement comprimé sur le dos comme chez les Azorellées, ce qui prouve suffisamment la dissymétrie des deux faces.

Enfin la distribution géographique elle-même, qui joue souvent un rôle prépondérant dans les affinités réciproques et l'enchaînement des êtres vivants, explique mieux la parenté des *Actinotus*, plantes australiennes, avec les Hydrocotylées plutôt qu'avec les Saniculées, qui ne sont représentées en Australie que par quelques espèces d'*Eryngium*, genre totalement différent du genre *Actinotus*.

En résumé, si l'on jette un coup d'œil d'ensemble sur les genres qui composent la tribu des Hydrocotylées, on remarque que celle-ci est caractérisée par une très grande homogénéité dans la structure anatomique du fruit. Cette structure, dont le *Bowlesia tenera* (fig. 22) peut donner une idée générale, est la suivante :

Diakène composé de deux méricarpes distincts tantôt fortement comprimé latéralement (*Hydrocotylées* proprement dites), tantôt plus ou moins comprimés sur le dos (*Azorellées*) ; péricarpe comprenant deux parties bien

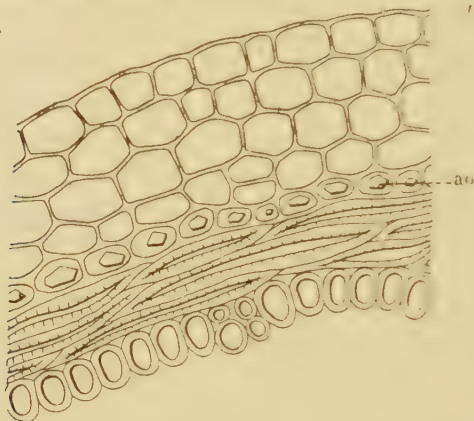


FIG. 22. — *Bowlesia tenera*. Section transversale d'une portion de la paroi du péricarpe ; ao, a-sise oxalifère. (Cette structure est celle de la plupart des *Hydrocotylées*). Gr. : 350.

distinctes : une zone externe de nature cellulosique, parfois partiellement lignifiée (quelques *Hydrocotyle* et *Centella*, *Klotzschia*), parfois au contraire en partie résorbée à maturité (*Spananthe*, *Azorella*, *Pozoa*, etc.), et une zone interne ou endocarpe, à parois cellulaires épaissies et fortement sclérifiées.

Cet endocarpe est tantôt réduit aux deux ou trois assises les plus internes du péricarpe (*Hydrocotyle*, *Didiscus*, *Klotzschia*, *Diposis*, etc.), tantôt fortement épaissi par suite de l'enchevêtrement de nombreuses fibres à parois lignifiées, donnant au fruit une grande dureté (*Centella*, *Xanthosia*, *Azorella*, etc.). En outre, il est presque toujours séparé du mésocarpe par une assise dont chaque cellule renferme un cristal prismatique simple d'oxalate de calcium. La localisation de cette substance autour de l'en-

docarpe, ainsi que sa cristallisation (on n'observe en effet jamais de mâcles dans le fruit des Hydrocotylées), constituent un excellent caractère distinctif de ces plantes.

Ajoutons enfin, pour compléter cet aperçu général de la structure du fruit chez les Hydrocotylées, que le système vasculaire y est représenté par des faisceaux souvent peu développés, généralement au nombre de cinq dans chaque méricarpe.

L'appareil sécréteur y est plus variable : on peut admettre que typiquement il existe toujours ; mais il reste parfois atrophié (quelques *Hydrocotyle*, *Xanthosia*, *Huanaca*, *Actinotus*, etc.) ; parfois, au contraire, il est constitué par de larges canaux bien développés (quelques *Didiscus* et *Azorella*, *Pozoa*, *Laretia*, *Mulinum*, etc.) accompagnant les faisceaux libéro-ligneux et au nombre de un ou exceptionnellement de deux ou trois (*Mulinum*, *Gymnophyton*) pour chaque faisceau. Seuls les *Hermas* font exception à cette règle et présentent des canaux sécréteurs disséminés dans toute la région cellulosique du péri-carpe. En tout cas, jamais, à aucun âge du fruit, on n'observe de bandelettes sécrétrices autour de la cavité séminale, comme chez les autres Ombellifères.

CHAPITRE II.

Fruit des Saniculées.

Comme les Hydrocotylées, les Saniculées présentent parfois dans la morphologie de leurs organes végétatifs des adaptations intéressantes et des caractères assez particuliers ; mais elles sont loin de présenter la même constance dans la structure anatomique du fruit. Les variations observées à ce sujet ne paraissent du reste pas seulement d'ordre spécifique, mais elles sont aussi très manifestes selon les divers stades de développement du fruit, ainsi qu'il arrive fréquemment chez les Ombellifères typiques du groupe des Apioïdées.

Les Saniculées constituent un groupe de plantes assez hétérogènes, dont les caractères généraux s'éloignent sensiblement de ceux des Hydrocotylées. Les types génériques y sont d'ailleurs moins nombreux que dans cette dernière tribu, et se bornent, selon les botanistes modernes, aux suivants :

- | | |
|-----------------------------|--------------------------|
| 1. <i>Sanicula</i> L. | 5. <i>Arctopus</i> L. |
| 2. <i>Hacquetia</i> Neck. | 6. <i>Eryngium</i> L. |
| 3. <i>Astrantia</i> L. | 7. <i>Alepidea</i> Lar. |
| 4. <i>Actinolema</i> Fenzl. | 8. <i>Petagnia</i> Guss. |
| 9. <i>Lagœcia</i> L. | |

Nous les étudierons dans cet ordre, qui n'a d'ailleurs rien que de conventionnel, chacun des genres importants ayant son individualité propre.

1. *Sanicula*.

Les espèces de ce genre sont assez nombreuses et répandues sur la plus grande partie du globe, sauf en Austra-

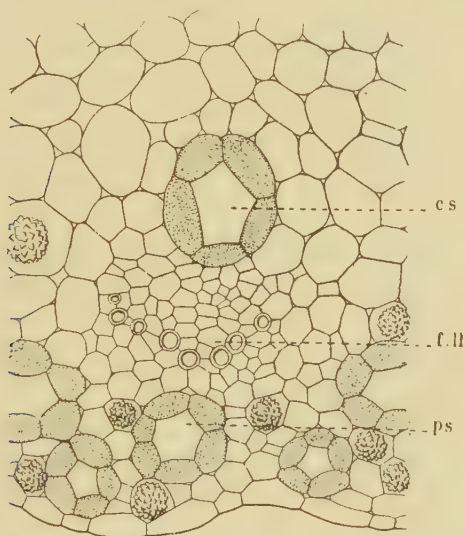


FIG. 23. — *Sanicula europæa*. Section transversale de la région interne de la pariovariante : cs, canal sécréteur accompagnant le faisceau libéro-ligneux, fl ; ps, poches sécrétrices. Gr. : 350.

lie; certaines d'entre elles, le *S. europæa* L., par exemple, ont même une aire d'extension considérable et ont pu ainsi donner lieu à la distinction d'un grand nombre de variétés.

Toutes ces espèces sont du moins généralement très voisines les unes des autres par leur mode de végétation, ainsi que par l'aspect extérieur de leur fruit, qui, à quelques rares exceptions près, est recouvert de longs aiguil-

lons recourbés caractéristiques. Mais il est assez remarquable que cette uniformité de structure apparente ne se retrouve pas dans la structure anatomique du péricarpe, ni dans la forme de la graine, tantôt orthospermée, tantôt plus ou moins campylospermée.

Prenons tout d'abord comme exemple le fruit du *S. europaea* L. Il est constitué par deux méricarpes égaux, dépourvus de carpophore et facilement séparables à maturité. Examiné en coupe transversale, chaque méricarpe d'un fruit encore jeune présente une face commissurale plane et une face dorsale très convexe, la cavité séminale étant à peu près arrondie.

La paroi ovarienne (*fig. 23*), assez épaisse, ne possède pas de côtes distinctes, à cause des aiguillons qui la recouvrent en entier, mais renferme cinq faisceaux vasculaires, régulièrement disposés comme dans les autres fruits d'Ombellifères et accompagnés chacun d'un canal oléifère, souvent peu développé. Dans la région interne, se voient un grand nombre de petites poches sécrétrices, disposées en une ou deux rangées concentriques autour de la cavité séminale : ces organes, parfaitement indépendants des cordons vasculaires, représentent évidemment les bandelettes sécrétrices normales du fruit des Ombellifères typiques.

Enfin le péricarpe se montre riche en mâcles d'oxalate de calcium, particulièrement dans la région interne autour des bandelettes et au niveau de la face commissurale. On remarque de suite que chez le *S. europaea* L., et il en est de même chez toutes les autres Saniculées, l'oxalate de calcium ne présente pas de localisation bien nette et se montre sous une forme cristalline bien différente de celle qu'il affecte dans le fruit des Hydrocotylées.

À la maturité du fruit, le péricarpe (*fig. 24*) se trouve considérablement réduit d'épaisseur, par suite de l'accrois-

sement de la graine, et ses tissus internes, comprimés et déformés, sont même parfois partiellement détruits : on y distingue encore pourtant les vestiges oblitérés des bandelettes sécrétrices. Les faisceaux vasculaires sont devenus

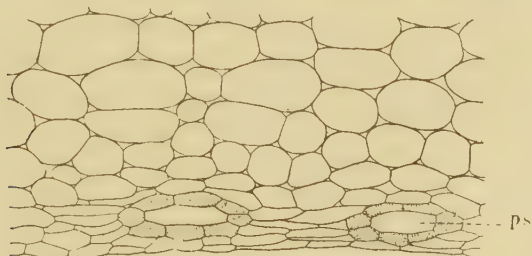


FIG. 24. — *Sanicula europæa*. Région interne du péricarpe avec ses poches sécrétrices *ps*. Gr. : 250.

indistincts, le tissu lignifié se développant de façon à constituer les aiguillons du fruit, et leurs canaux sécréteurs sont presque toujours oblitérés.

Le fruit du *S. elata* Ham., que l'on considère généralement comme une variété indienne du *S. europæa* L., ressemble effectivement beaucoup au précédent ; les bandelettes sécrétrices y paraissent seulement moins nombreuses et moins régulièrement disposées.

Chez le *S. chinensis* Bunge, espèce de l'Asie orientale, le fruit mûr se montre complètement dépourvu de bandelettes dans la région interne du péricarpe. Mais celui-ci renferme cinq gros canaux sécréteurs régulièrement disposés et correspondant aux faisceaux libéro-ligneux devenus indistincts par suite de la lignification des aiguillons.

Les *S. canadensis* L. et *S. mexicana* DC., tous deux propres à l'Amérique du Nord, ont un fruit à structure

très régulière, rappelant beaucoup celle de l'espèce précédente.

Le *S. marylandica* L. est une plante également très voisine des précédentes et abondante dans l'Amérique boréale. Elle est considérée par DRUDE comme le type

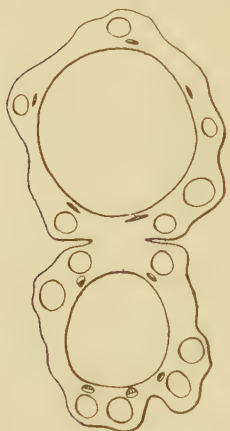


FIG. 25.— *Sanicula Menziesii*. Coupe transversale du fruit jeune avec ses canaux sécréteurs très développés et irrégulièrement disposés par rapport aux faisceaux libéro-ligneux. Gr. : 25.

d'un groupe d'espèces, dont le fruit ne présente pas de bandelettes sécrétrices dans la région interne du péricarpe. Pourtant, celles-ci existent manifestement, en petit nombre, il est vrai, dans le fruit jeune, mais elles disparaissent complètement à maturité. Les faisceaux vasculaires et leurs canaux sécréteurs sont beaucoup plus développés que dans le fruit du *S. europæa* L., et ces canaux persistent à maturité.

On peut en outre remarquer déjà chez cette espèce que le développement du tissu lignifié dans le fruit mûr paraît entraîner une sorte de déplacement de l'appareil sécréteur, qui affecte alors une disposition variable et assez irrégulière.

Le même fait s'accuse beaucoup plus nettement chez le *S. Menziesii* Hook. et Arn., espèce de la région occidentale des Etats-Unis, dont le fruit jeune renferme déjà un nombre variable de très gros canaux sécréteurs, disposés sans ordre dans chaque méricarpe (fig. 25). On ne voit par contre aucune bandelette dans la région interne du péricarpe et le tissu conducteur est également à peine distinct.

A maturité (fig. 26), le péricarpe, fortement comprimé

par la graine, ne présente plus que ces quelques très gros canaux sécréteurs, qui se trouvent parfois refoulés jusqu'au niveau de la face commissurale.

Un autre caractère important du fruit de *S. Menziesii*

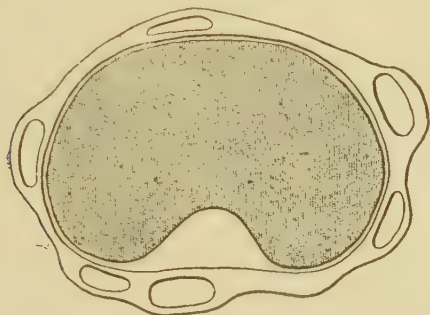


FIG. 26. — *Sanicula Menziesii*. Un des méricarpes, dans lequel les faisceaux libéro-ligneux ne sont plus apparents, contrairement aux canaux sécréteurs qui sont très développés. Gr. : 25.

Hook. et Arn. réside dans la forme de la graine, qui est campylopermée, et non orthospermée comme chez toutes les espèces précédemment décrites.

Enfin le fruit du *S. liberta* Cham. et Schl., espèce originaire du Chili, présente une structure assez semblable à celle du *S. marylandica* L., mais presque aussi irrégulière que celle de l'espèce précédente.

On peut voir, en définitive, par les quelques exemples que nous venons de donner, que la structure anatomique du fruit ne présente aucune constance chez les *Sanicula* et que seul son aspect extérieur ne change guère, caractérisé généralement par les aiguillons qui hérissent la surface de l'épicarpe. Ce sont d'ailleurs ces aiguillons eux-mêmes, qui paraissent entraîner certaines variations, car le développement du tissu de soutien, dont ils sont constitués, s'accompagne d'une modification dans l'appareil

vasculaire et le système sécréteur. En outre, celui-ci est tantôt de double origine, c'est à-dire constitué d'une part par des canaux accompagnant les faisceaux vasculaires et d'autre part par des bandelettes entourant la cavité séminale, tantôt réduit à quelques gros canaux oléifères épars

dans le péricarpe. Nous retrouvons cette même hétérogénéité du système sécréteur dans un autre genre important, le genre *Eryngium*.



FIG 27. — *Hacquetia Epipactis*. Le nombre et le développement des canaux sécréteurs dans chacun des méricarpes sont très irréguliers. Gr. : 25.

2. *Hacquetia*.

L'unique espèce de ce genre, l'*H. Epipactis* DC., est une petite plante des forêts de l'Europe centrale, que l'on a parfois réunie aux *Astrantia*, bien qu'elle en diffère notablement par la structure de tous ses organes.

La tige florifère entre autres présente des modifications anatomiques analogues à celles que nous avons signalées chez les *Bowlesia* et dues vraisemblablement à une adaptation identique : elle ne renferme en

effet aucun élément de soutien, et le tissu scléreux qui, dans les tiges de *Sanicula*, d'*Astrantia*, ainsi que de la plupart des Ombellifères, réunit les faisceaux vasculaires en un anneau continu autour de la moelle, y fait complètement défaut. Cette tige ne renferme que quelques faisceaux vasculaires isolés et irrégulièrement disséminés au milieu d'un parenchyme mou, homogène, où l'on ne peut reconnaître ni écorce, ni cylindre central ; les canaux

sécréteurs sont très petits et peu nombreux. Cette disposition irrégulière des faisceaux libéro-ligneux est assez exceptionnelle chez les Ombellifères pour que certains auteurs aient voulu y voir l'existence de formations vasculaires surnuméraires dans la moelle.

Le fruit de l'*H. Epipactis* DC. (fig. 27), légèrement comprimé sur les côtés, rappelle plutôt celui des *Sanicula* que le fruit des *Astrantia*, du moins en ce qui concerne l'extrême variabilité du système sécréteur, qui en est le caractère le plus remarquable.

Le péricarpe, lisse et dépourvu de côtes distinctes, est assez épais et entièrement constitué de parenchyme cellulosique, dont les assises les plus internes ont une tendance à affecter une disposition régulière, stratifiée, et ne renferment jamais de bandelettes sécrétrices. Dans chaque méricarpe, on observe cinq faisceaux vasculaires bien développés, chacun d'eux étant accompagné typiquement d'un canal sécréteur ; mais celui-ci est tantôt à peine distinct, tantôt au contraire très développé, si bien que, sur une coupe transversale du fruit, on n'observe en général que deux ou trois très gros canaux sécréteurs à position variable. Il est d'ailleurs à noter que le même conduit oléifère présente à différents niveaux du fruit des variations considérables dans ses dimensions diamétrales, ce qui accentue encore l'irrégularité de l'appareil sécréteur.

3. *Astrantia*.

Il semble que les espèces qui composent ce genre, et qui toutes appartiennent aux régions montagneuses de l'Europe et de l'Asie occidentale, présentent dans la structure morphologique et anatomique du fruit une homogénéité plus grande que dans les autres genres de *Sani-*

culées. Aussi la description de l'une d'elle, l'*A. major* L., plante bien connue de nos prairies alpestres, suffira à en donner une idée générale.

Le fruit se compose de deux méricarpes allongés portant chacun cinq séries longitudinales de plissements représentant cinq côtes. Celles-ci sont extrêmement déve-

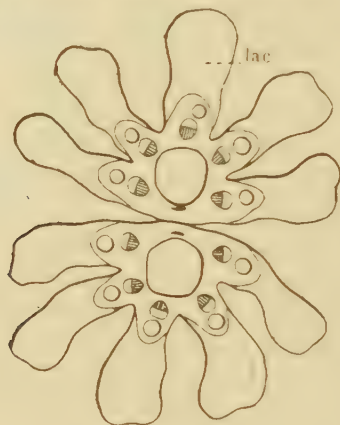


FIG. 28. — *Astrantia major*. Coupe transversale du fruit jeune, avec ses côtes très développées, et presque entièrement lacuneuses : lac, lacune. Gr. : 25.

loppées dans le fruit jeune (fig. 28) et présentent cette particularité que, à l'intérieur, le parenchyme y est presque entièrement résorbé. Le parenchyme mésocarpique qui entoure la cavité séminale n'est donc plus relié à l'épicarpe, au niveau de ces côtes, que par de minces trabécules séparant de vastes lacunes : ce caractère distingue aisément le fruit des *Astrantia* de celui des autres Saniculées.

À chacune des côtes correspond, dans le mésocarpe, un faisceau vasculaire assez volumineux, accompagné à sa face externe d'un canal sécréteur qui acquiert de bonne heure un grand développement.

Les assises de cellules les plus internes du péricarpe

sont plus régulières, stratifiées, et constituent une sorte d'endocarpe différencié, particulièrement riche en macles d'oxalate de calcium : mais, à aucun âge du fruit, on n'y observe de bandelettes sécrétrices, comme chez le *Sanicula europæa* L. Il y a lieu de rappeler, à ce sujet, les recherches d'un auteur autorisé, MOYNIER DE VILLEPOIX (1), qui affirme la présence de bandelettes dans le fruit de l'*A. major* ; il est vraisemblable qu'il entend sous cette dénomination les canaux sécréteurs qui accompagnent les fais-

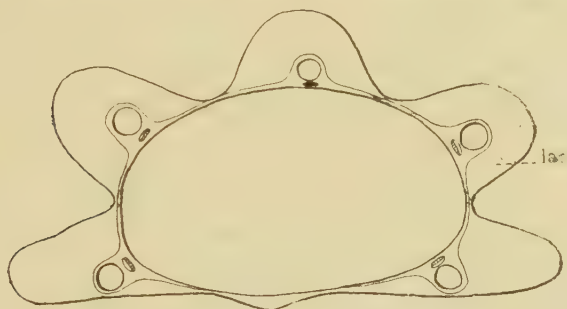


FIG. 29. — *Astrantia major*. Coupe transversale d'un méricarpe, à maturité : lac, lacune. Gr. : 25.

ceaux, car jamais on n'observe d'autre appareil sécréteur dans le fruit des *Astrantia*.

Le fruit mûr (fig. 29) présente encore des côtes très apparentes, bien que moins saillantes toutefois que dans le jeune âge. En outre, le parenchyme péricarpie se trouve presque entièrement résorbé et ne persiste plus guère qu'autour des canaux sécréteurs, encore bien développés ; l'épicarpe paraît de ce fait à peu près indépendant et les faisceaux vasculaires sont oblitérés.

Le fruit des autres espèces d'*Astrantia* que nous avons

(1) MOYNIER DE VILLEPOIX. — Recherches sur les canaux sécréteurs du fruit des Ombellifères. (*Ann. Sc. natur.*, 1878, V. p. 351).

examinées, à savoir les *A. Biebersteini* Trautv., *A. carniolica* Wulf., et *A. gracilis* Bartl., ne diffère pas du précédent. Signalons seulement, à titre exceptionnel, l'observation, dans des fruits d'*A. gracilis* Bartl., de quatre côtes seulement, au lieu de cinq, sur chaque méricarpe.

4. *Actinolema*.

Plusieurs auteurs ont séparé des *Astrantia* véritables, pour en faire le genre spécial *Actinolema*, deux espèces de la région méditerranéenne orientale, qui en diffèrent surtout par des caractères morphologiques de l'appareil végétatif.

La structure du fruit est, par contre, sensiblement la même. Toutefois les côtes, moins développées que chez les *Astrantia*, renferment un parenchyme normal, nullement lacuneux, comme chez ces dernières.

Si l'on examine une coupe transversale dans un fruit d'*Act. eryngioides* Fenzl., par exemple, on y observe, dans chaque méricarpe, cinq faisceaux vasculaires accompagnés chacun d'un canal sécréteur très développé. La région interne du péricarpe se montre complètement dépourvue aussi de bandelettes sécrétrices. Enfin l'épicarpe se fait remarquer par les nombreuses saillies ou sinuosités qu'il forme autour du fruit, auquel elles donnent un contour extérieur particulièrement compliqué, tel qu'on l'observe surtout chez les *Eryngium*.

5. *Arctopus*.

Ce genre renferme de curieuses plantes propres à l'Afrique australe, dont les affinités ne sont pas encore bien nettement établies : elles ajoutent à la singularité de leur appareil végétatif, remarquable surtout par les larges

feuilles armées d'aiguillons, ce caractère, rare parmi les Ombellifères, d'avoir des inflorescences dioïques.

En outre, les auteurs s'accordent à dire que le fruit mûr est généralement uniovulé par suite de l'avortement d'un des carpelles et que ce trait permet de considérer ces plantes comme établissant un terme de passage entre les

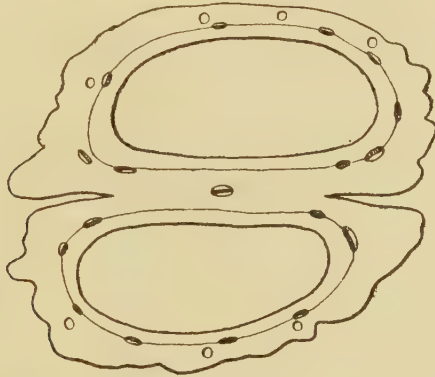


FIG. 30.— *Arctopus echinatus*. Le fruit jeune présente deux carpelles également développés, pourvus de canaux sécréteurs distincts. Gr. : 25.

Eryngium et les *Lagœcia*, chez lesquels un des carpelles reste toujours atrophié, ainsi que nous le verrons plus loin.

N'ayant pas eu l'occasion d'observer un fruit mûr d'*Arctopus*, nous ne pouvons que nous incliner devant cette assertion. Mais nous signalons, d'une part, que tous les fruits jeunes que nous avons eus sous les yeux étaient constitués par deux carpelles bien distincts et également développés, — d'autre part, que l'avortement d'un des deux carpelles typiques du diakène n'est pas un fait exceptionnel, même parmi les *Eryngium*. Il n'y a donc pas lieu d'attacher à ce caractère une importance exagérée.

Le fruit d'*Arctopus echinatus* L., espèce type du genre, présente extérieurement une forme de bouteille à col allongé et graduellement rétréci. Si l'on examine une coupe transversale faite dans ce fruit encore jeune (fig. 30), on voit

qu'il est constitué par deux méricarpes semblables, réunis entre eux par une large commissure et ne portant sur leur face externe que des côtes rudimentaires et irrégulières. Leur structure histologique se rapproche de celle des fruits d'*Astrantia* et d'*Hacquetia* : le péricarpe *fig. 31*, entièrement de nature cellulosique, présente une région ex-

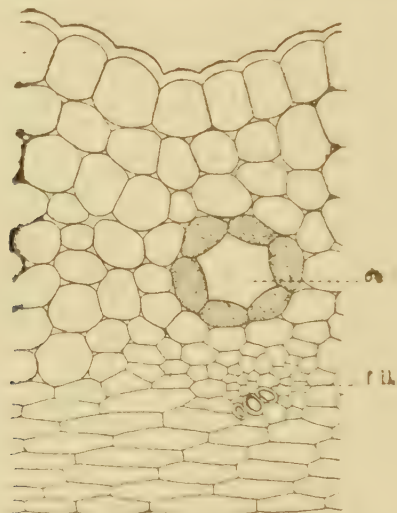


FIG. 31. — *Arctopus echinatus*. Les cellules de la région interne de la paroi ovarienne forment une couche stratifiée, d'aspect différent de la région externe ; *cs*, canal sécréteur ; *fl*, faisceaux libéro-ligneux. *Gr.* : 250.

terne formée de cellules irrégulières, arrondies, et renfermant quelques cordons vasculaires assez diffus, irrégulièrement disposés et accompagnés de canaux sécréteurs bien développés. La région interne du péricarpe comporte quelques assises de cellules régulières, stratifiées, constituant un véritable endocarpe différencié, mais complètement dépourvu de bandelettes sécrétrices.

6. *Eryngium*.

Ce genre, le plus considérable de la tribu qui nous occupe, est représenté dans presque toutes les contrées du monde, mais surtout en deux centres de dispersion importants : d'une part, la région méditerranéenne, et d'autre part les contrées tropicales et subtropicales du Nouveau Continent. Les espèces de l'Afrique australe, assez différentes des espèces typiques, ont été à juste titre séparées dans un genre spécial, le genre *Alepidea*.

D'une façon générale, les *Eryngium* se différencient des autres Saniculées par leurs fleurs réunies en capitules et naissant chacune à l'aisselle d'une bractée bien développée.

Leur fruit est un diakène constitué, selon le type habituel dans cette tribu, de deux méricarpes distincts dépourvus de carpophore, mais facilement séparables à maturité. Il faut noter toutefois qu'il n'est pas rare d'observer l'avortement d'un des carpelles, le fruit mûr se trouvant alors uniséminé.

Un autre caractère mérite aussi d'être signalé chez ce fruit, car les auteurs lui attribuent parfois une certaine importance dans la distinction des espèces. Nous voulons parler des nombreux replis ou saillies du péricarpe, qui donnent extérieurement au fruit l'apparence d'être couvert d'écailles et communiquent à l'épicarpe un contour sinueux, souvent des plus compliqués. Nous ne saurions toutefois attacher grand intérêt à ces modifications morphologiques, qui sont sujettes à de multiples variations sans jamais offrir de caractère anatomique digne de remarque.

D'ailleurs, peu de genres parmi les Ombellifères présentent de telles variations dans le port, les organes végétatifs, voire même dans la structure anatomique du fruit. Il est vrai que les *Eryngium*, dont on a déjà décrit plus de 200 espèces, se rencontrent dans les terrains les

plus divers et sont adaptés aux conditions climatiques les plus variées. Sans chercher à en donner une étude détaillée et complète, nous avons pu en examiner une assez nombreuse série, choisie parmi les types les plus hétérogènes et qui permet ainsi de se faire une idée de la variabilité de leurs caractères.

Bien que ceux-ci ne soient pas précisément liés à l'aire

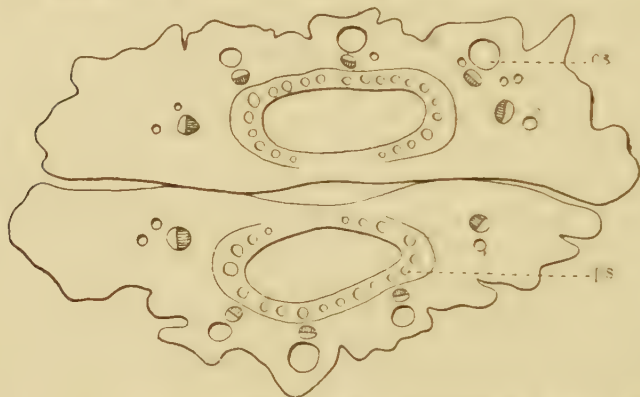


FIG. 32. — *Eryngium maritimum*. Coupe transversale du fruit jeune. Les poches sécrétrices, *ps*, sont nombreuses au voisinage de la cavité ovarienne; les faisceaux libéro-ligéreux sont toujours accompagnés de canaux sécréteurs, *cs*, plus ou moins abondants. Gr. : 25.

d'extension géographique des espèces, nous diviserons ces dernières en deux groupes, que nous étudierons successivement, afin de donner autant de clarté que possible à cet exposé : tout d'abord les espèces propres à la région paléarctique, — ensuite les espèces propres au Nouveau Continent et aux terres australes.

a) *Espèces paléarctiques.*

Prenons comme premier exemple de ces plantes une espèce indigène commune sur nos côtes, l'*E. maritimum* L., qui est l'une de celles dont le fruit atteint les plus grandes dimensions.

Un méricarpe encore jeune (fig. 32) se montre comme

assez fortement comprimé parallèlement à la commissure ; la face commissurale est aplanie et limitée latéralement par des côtes marginales très développées. La face dorsale présente trois côtes plus faibles, distinctes malgré les replis écailleux du péricarpe.

Celui-ci, entièrement constitué de parenchyme mou, cellulosique, renferme cinq faisceaux libéro-ligneux, au niveau des cinq côtes, et chacun d'eux est accompagné de deux à

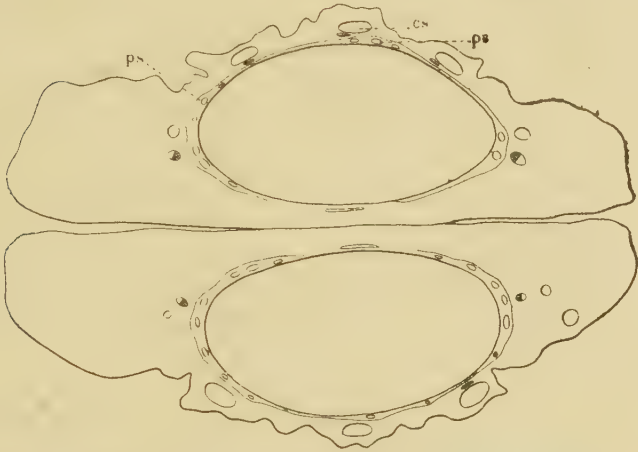


FIG. 33. — *Eryngium maritimum*. Coupe transversale du fruit mûr : cs, canaux sécréteurs ; ps, poches sécrétrices plus ou moins comprimées, noyées dans un parenchyme en voie de destruction. Gr. : 15.

quatre canaux sécréteurs, dont un seul se développe généralement beaucoup plus que les autres.

La région interne du péricarpe ne présente pas d'assises de cellules régulières comme chez les *Astrantia* et les *Arctopus*, mais elle renferme de nombreuses bandellettes sécrétrices parfaitement différenciées et disposées en cercle autour de la cavité séminale.

Cette zone interne manifeste déjà de bonne heure une tendance à se détacher du reste du péricarpe. Au fur et à mesure de la croissance de la graine, ses tissus se détrui-

sent et se résorbent, ne laissant plus subsister à la maturité du fruit que les restes encore bien distincts des bandelettes sécrétrices (fig. 33). La région externe du péricarpe, elle-même fortement comprimée par la graine, montre toujours au dos des faisceaux vasculaires plus ou moins oblitérés les gros canaux oléifères qui les accompagnent.

Le fruit de l'*E. amethystinum* L., autre espèce européenne bien connue, est construit sur le même type : mais les méricarpes jeunes sont beaucoup moins comprimés sur le dos et leur contour extérieur irrégulier ne présente pas de côtes distinctes.

Le péricarpe, très épais dans le fruit jeune, renferme, dans sa région externe, cinq ou souvent six faisceaux vasculaires, accompagnés chacun d'un canal sécréteur en voie de développement, et, dans sa région la plus interne, un cercle de bandelettes sécrétrices nombreuses, entourant la cavité séminale étroite et arrondie.

D'après MOYNIER DE VILLEPOIX (1), chaque faisceau libéro-ligneux du fruit serait accompagné de deux canaux sécréteurs : mais nous n'avons pas observé cette pluralité constante dans les fruits d'*E. amethystinum*.

Ajoutons enfin que le développement du fruit mûr est tout à fait analogue à celui de l'*E. maritimum*.

Il convient encore de rapprocher de ces espèces les *E. spinalba* Vill., *E. dilatatum* Lam., *E. falcatum* Lar., *E. tricuspidatum* L., dont le fruit présente une structure anatomique très semblable à celle du fruit d'*E. amethystinum* L.

Ce groupe d'espèces est donc caractérisé par le développement des organes sécreteurs du fruit en deux systè-

(1) MOYNIER DE VILLEPOIX. — Recherches sur les canaux sécréteurs du fruit des Ombellifères (*Ann. Sc. nat.*, 1878, V, p. 357 et 358.)

mes distincts : d'une part les canaux accompagnant les faisceaux vasculaires (souvent plusieurs canaux pour chaque faisceau, mais dont un seul se développe beaucoup plus que les autres), d'autre part des bandelettes sécrétrices nombreuses situées dans la région interne du péricarpe et persistant à maturité, malgré la destruction presque totale du parenchyme environnant.

Notons aussi que c'est particulièrement dans ce groupe

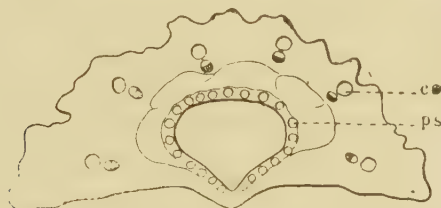


FIG. 34. — *Eryngium amethystinum*. Méricarpe incomplètement évolué, dont les tissus internes, en partie résorbés, présentent autour de la cavité ovarienne, un cercle de bandelettes sécrétrices, *ps*, demeurées intactes ; *cs* canaux sécréteurs. Gr. : 25.

que l'on observe assez fréquemment l'évolution à maturité d'un seul des deux carpelles. L'autre, dont le cours du développement s'arrête à un stade déjà assez avancé, se fait remarquer par le développement des bandelettes sécrétrices en un anneau continu autour de la cavité séminale (*fig. 34* et *fig. 35*.)

Les *E. planum* L. et *E. alpinum* L. sont encore deux espèces voisines, dont le fruit, au moins dans le jeune âge, présente une structure semblable à celle du fruit d'*E. amethystinum*. Toutefois les bandelettes y sont beaucoup moins nombreuses et restent peu développées.

A maturité, le fruit de ces plantes ne possède généralement qu'un système sécréteur réduit, car les bandelettes sont devenues indistinctes et les canaux qui accompagnent les faisceaux vasculaires semblent rester également rudi-

mentaires. Mais ces caractères ne présentent aucune constance et sont sujets à des variations sensibles.

Le fruit de l'*E. campestre* L., espèce particulièrement commune en France, présente également, lorsqu'il est très

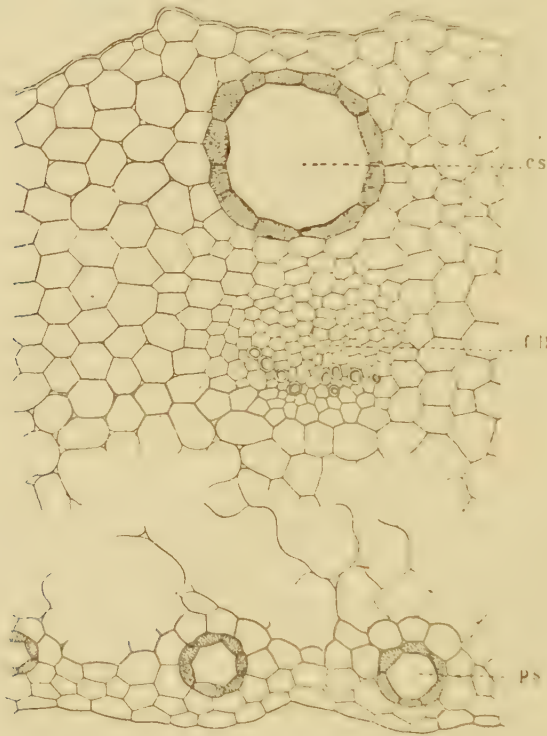


FIG. 35. — *Eryngium amethystinum*. Portion de coupe transversale grossie de la figure précédente : *cs*, canal sécréteur, *fl*, faisceau libéro-ligneux ; *ps*, poches sécrétrices. Gr. : 250.

jeune, des bandelettes sécrétrices dans la région la plus interne du péricarpe. Mais elles disparaissent complètement à la maturité du fruit, tandis qu'au contraire les canaux fasciculaires acquièrent un grand développement.

L'évolution du péricarpe chez les *E. Bourgati* Gouan et *E. triquetrum* Vahl est un peu différente. Dans le jeune âge, la structure rappelle encore tout à fait celle du fruit d'*E. amethystinum* L., particulièrement en ce qui concerne la présence de bandelettes autour de la cavité séminale. Celles-ci persistent également à maturité, mais les canaux sécréteurs qui accompagnent les faisceaux restent toujours très peu développés, tandis que l'on observe une lignification précoce des tissus du mésocarpe en dedans de chacun de ces faisceaux vasculaires.

Nous retrouvons ce même caractère dans toute une série d'espèces : *E. caeruleum* Marsch., *E. Andersoni* Lag., *E. aquifolium* Cav., *E. creticum* Lam., *E. macrocalyx* Schrenk, dont le fruit présente aussi bien avant maturité des plages de tissu lignifié dans le mésocarpe, en dedans des cordons libéro-ligneux. Cette lignification ne se manifeste d'ailleurs que dans les propriétés chimiques des parois cellulaires, sans modifier l'épaisseur de celles-ci, ni la forme des cellules.

Chez ces plantes, les faisceaux vasculaires du fruit restent peu développés, de même que leurs canaux sécréteurs. La région interne du péricarpe renferme parfois quelques bandelettes visibles dans le fruit encore jeune, mais elle s'oblitérent rapidement pendant la croissance de la graine et le fruit mûr n'en renferme plus de trace.

D'autres espèces d'*Eryngium* se font remarquer par le développement très précoce des canaux sécréteurs fasciculaires dans le fruit. De ce nombre est l'*E. tenue* Lam., chez lequel on peut observer, dans des fruits encore très jeunes, un canal sécréteur extrêmement développé accompagnant chacun des faisceaux vasculaires. En outre, la région interne du péricarpe renferme quelques bandelettes peu nombreuses, apparemment quatre, en alternance avec les faisceaux libéro-ligneux.

Le fruit de l'*E. Durieri* Gay, bien que d'aspect assez différent du précédent, possède une structure anatomique identique, avec des canaux oléifères seulement moins volumineux.

Enfin nous citerons encore le fruit de l'*E. ilicifolium* Lam (fig. 36), remarquable plutôt par ses caractères

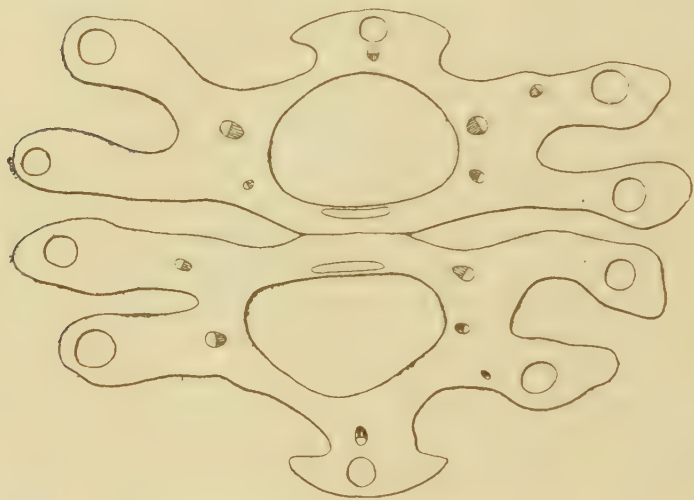


FIG. 36. — *Eryngium ilicifolium*. Coupe transversale du fruit jeune : les côtes, très développées, renferment chacune un large canal sécréteur. Gr. : 50.

morphologiques que par sa structure anatomique. Dans un fruit jeune de cette plante, chaque mericarpe présente cinq côtes extrêmement développées, que l'on n'observe chez aucune des espèces précédemment étudiées, et chacune d'elles renferme un gros canal sécréteur. Celui-ci se trouve de ce fait assez distant du faisceau vasculaire que typiquement il accompagne.

b) 'Espèces américaines et australiennes.

On sait que, à côté de types spécifiques rappelant ceux de l'Ancien Continent, l'Amérique possède en propre un grand nombre d'espèces d'*Eryngium*, dont le port ainsi que l'appareil végétatif ressemblent curieusement à ceux de certaines Monocotylédones, telles que les *Bromelia*. Cette ressemblance n'est d'ailleurs pas seulement apparente, mais se manifeste aussi, jusqu'à un certain point, dans les caractères anatomiques des organes végétatifs, ainsi que l'on peut s'en rendre compte d'après les recherches auxquelles ces plantes ont donné lieu, de la part de M. MÖBIUS (1).

En ce qui concerne la structure interne du fruit, ce groupe d'espèces présente une homogénéité presque parfaite, et, si le contour extérieur du péricarpe présente quelques variations dues aux plissements écailleux qui le recouvrent, on n'y observe par contre pas de différences appréciables dans l'évolution et dans l'organisation des tissus.

Toutes les espèces que nous avons eues sous les yeux : *E. Humboldti* Lar., *E. Lassauxi* Decaisne, *E. pandanifolium* Cham., *E. paniculatum* Cav., *E. platyphyllum* Decaisne, *E. Sanguisorba* Cham., *E. virginianum* Lam., *E. yuccifolium* Michx., se différencient essentiellement de leurs congénères paléarctiques en ce que le fruit ne renferme jamais, à quelque stade de développement qu'il soit, de bandelettes sécrétrices dans la région interne du péricarpe. Ce fruit reste d'ailleurs toujours de dimension réduite et n'acquiert jamais la taille de celui des *E. maritimum* ou *E. amethystinum*, par exemple.

Si l'on examine une coupe transversale faite dans le fruit

(1) Martin MöBIUS. — Unters. über die Morphol. und Anat. der Monokotylen-ähnlichen Eryngien (*Pringsh. Jahrb.*, 14, 1884, 379-425, taf. XXII-XXIV) et Weitere Unters. über Monokotylen-ähnliche Eryngien (*Pringsh. Jahrb.*, 17, 1886, 591-621, taf. XXXVI-XXXVII).

encore jeune de l'*E. paniculatum* (fig. 37), par exemple, on remarque que, dans chaque méricarpe, le tissu parenchymateux entourant la cavité séminale est déjà en partie résorbé et remplacé par des lacunes irrégulières plus ou moins développées. La région externe du péricarpe renferme cinq faisceaux vasculaires généralement très petits, mais au dos de chacun desquels se trouve un canal sé-

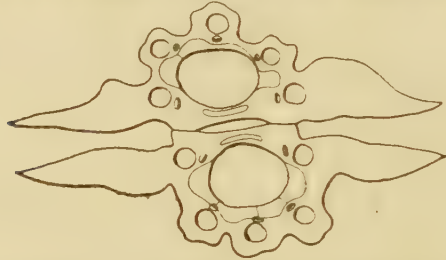


FIG. 37. — *Eryngium paniculatum*. Coupe transversale du fruit jeune : chaque faisceau libéro-ligneux est accompagné d'un canal sécréteur déjà très développé. Gr. : 25.

créteur souvent très large. A maturité, le péricarpe, fortement comprimé par suite de l'accroissement de la graine, ne présente plus que les vestiges persistants des larges canaux sécréteurs fasciculaires.

Chez une espèce d'origine australienne, l'*E. expansum* v. Müll., nous avons observé une structure anatomique du fruit tout à fait comparable à celle-ci, bien que chaque méricarpe soit morphologiquement moins comprimé sur le dos que chez les espèces précédentes. On peut remarquer à ce propos que, chez les *Eryngium*, les variations de structure du fruit ne sont pas corrélatives de celles des organes végétatifs, car si l'*E. expansum* rappelle par son fruit les espèces à faciès de Monocotylédones du Nouveau Continent, ses tiges aériennes ramifiées et ses feuilles réduites lui impriment un faciès tout différent.

Enfin il faut faire une place à part à l'*E. bupleuroides* Hook. et Arn., espèce frutescente propre à l'île Juan Fernandez, qui présente des modifications notables aussi bien dans son mode de végétation que dans la structure du fruit.

Celui-ci, dont la taille atteint celle du fruit de nos espèces indigènes, est formé de deux méricarpes souvent inégalement développés. Chacun d'eux, vu en coupe trans-



FIG. 38. — *Eryngium bupleuroides*. Chaque méricarpe, de forme irrégulière, possède des canaux sécréteurs en nombre variable. Gr. : 25.

versale (fig. 38), présente une asymétrie marquée dans son contour extérieur, où ne se distingue aucune côte nette. Cette asymétrie ne se traduit pas dans le système vasculaire, qui comporte, chez le fruit jeune, cinq faisceaux libéro-ligneux dans chaque méricarpe ; ces faisceaux sont du reste très réduits et situés dans la région profonde du péricarpe. Par contre, la région externe renferme des canaux sécréteurs bien développés, en nombre très variable, et irrégulièrement disséminés. Le péricarpe se montre également riche en mâcles d'oxalate de calcium.

A maturité, l'asymétrie du fruit est encore plus manifeste, par suite d'une lignification irrégulière des parois

cellulaires en certains points du péricarpe. Les faisceaux vasculaires sont devenus indistincts, et seuls les canaux sécréteurs persistent, dispersés sans ordre au milieu du parenchyme.

Cette structure particulière du fruit de l'*E. bupleuroides* n'a donc pas son homologue parmi les autres espèces que nous avons étudiées et contribue à donner à la plante son originalité propre.

7. *Alepidea*.

Les *Alepidea* sont des plantes exclusivement propres à l'Afrique australe et tropicale, où elles représentent les *Eryngium*. Elles diffèrent surtout de ceux-ci par leurs bractées florales nulles, ce qui donne plutôt à l'inflorescence l'apparence d'une ombelle d'*Astrantia*. Mais la structure anatomique du fruit est bien de tout point comparable à celle des *Eryngium*.

Si l'on examine, par exemple, une coupe transversale faite dans un fruit d'*Al. peduncularis* Steud., espèce propre à l'Abyssinie, on remarque dans chaque mericarpe cinq faisceaux vasculaires accompagnés chacun d'un canal sécréteur déjà très développé dans le fruit jeune. A ce stade du développement, on peut observer aussi, dans la région interne du péricarpe, des bandelettes sécrétrices assez nombreuses, disposées en cercle autour de la cavité séminale. Mais elles s'oblitérent durant la croissance de la graine, en même temps que se resorbe le parenchyme environnant, et elles disparaissent à maturité. L'évolution du fruit ressemble donc tout à fait à celle du fruit de l'*Eryngium campestre* L.

Mais il faut signaler, sans que nous puissions toutefois affirmer la constance de ce fait, que, chez l'*Al. peduncularis* Steud. (fig. 39), un seul des deux carpelles du diakene évolue généralement à maturité ; l'autre reste

atrophie et dépourvu de graine. On observe ainsi dans le fruit mûr un méricarpe bien développé, dont le péricarpe ne renferme plus que les faisceaux vasculaires accompagnés de leurs volumineux canaux sécréteurs, tandis que l'autre méricarpe possède la structure caractéristique du fruit

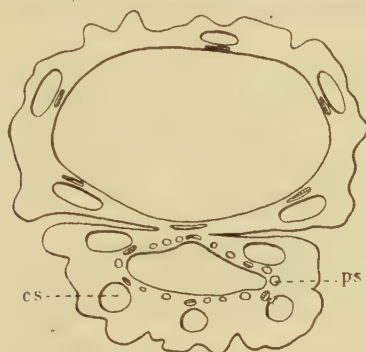


FIG. 39. — *Alepidea peduncularis*. Le méricarpe inférieur, incomplètement évolué, possède, outre ses canaux sécréteurs, *cs*, des poches sécrétrices, *ps*, encore bien développées. Gr. : 25.

jeune avec les bandelettes entourant la cavité séminale, qui attestent l'arrêt de développement de ce carpelle.

Il est intéressant de rapprocher ce caractère de celui que possède également le fruit des *Arctopus* et des autres Saniculées à fruit uniséminé.

D'autre part, on a pu remarquer, dans cette étude comparative du fruit chez les *Eryngium* et leurs proches parents les *Alepidea*, le peu de constance que présente la structure anatomique de cet organe. Pourtant, si diverse soit-elle apparemment, on peut, en suivant l'évolution du fruit, en tirer quelques caractères généraux, dont le plus intéressant a trait évidemment au développement de l'appareil sécréteur.

D'une façon générale, on peut dire que, dans ces deux

genres, le système sécréteur du fruit se rapproche de celui des Ombellifères typiques de la tribu des Apioidées par sa dualité, comportant d'une part des canaux sécréteurs accompagnant les faisceaux vasculaires et, d'autre part, des bandelettes situées dans la région interne du péricarpe et indépendantes de l'appareil sécréteur général de la plante.

- Or il semble que, chez la plupart des espèces de l'Ancien Continent, il s'établisse une sorte d'équilibre entre ces deux systèmes. En effet, dans le fruit très jeune, les bandelettes sont souvent nombreuses et bien différenciées, mais leur développement paraît s'arrêter d'assez bonne heure, tandis qu'au contraire les canaux fasciculaires s'accroissent plus tardivement. A mesure que la graine s'accroît, les bandelettes ainsi que le parenchyme qui les entoure se résorbent partiellement ou même totalement, et les canaux fasciculaires acquièrent alors souvent un grand développement, avant d'être à leur tour plus ou moins comprimés et déformés à complète maturité.

Dans un certain nombre d'espèces, dont les fruits semblent par suite les plus différenciés (*E. maritimum* L., *E. amethystinum* L., etc.), ces deux systèmes sécréteurs coexistent jusqu'à la maturité; chez d'autres, au contraire, les bandelettes ne sont visibles que dans le jeune âge et souvent même à peine distinctes.

On peut ainsi admettre que ces espèces constituent un terme de passage avec les espèces américaines à faciès de Monocotylédones, chez lesquelles les bandelettes sont toujours complètement défaut, les canaux sécréteurs fasciculaires étant par contre bien développés dès le jeune âge du fruit. On peut d'ailleurs supposer en ce cas que, dans l'évolution plus rapide de cet organe, la structure primitive disparaît pour faire place précocement à la structure définitive, sans que le processus normal s'en trouve précisément modifié.

Le développement comparatif du double système sécréteur dans le fruit des *Eryngium* et des *Alepidea*, et que nous avons vu également à peu près identique chez plusieurs espèces de *Sanicula*, présente un autre intérêt que celui qui se rattache exclusivement à ces trois genres.

On ne peut en effet manquer de remarquer son étroite analogie avec le développement du système sécréteur dans le fruit d'un certain nombre d'Apioïdées, appartenant particulièrement au groupe des Scandicinéas, telles que les *Scandix*, les *Myrrhis*, les *Anthriscus*, etc. D'après DRUDE, qui a décrit et figuré les divers stades de développement du fruit de *Myrrhis odorata* Scop. (1), on peut voir en effet que, dans le fruit jeune de ces plantes, la région interne du péricarpe renferme un cercle de bandelettes sécrétrices nombreuses et que celles-ci s'oblitérent également à maturité, en même temps que le tissu environnant, tandis que les canaux sécréteurs fasciculaires restent bien développés. De même encore, d'autres Ombellifères bien connues, comme le *Conium maculatum* L., le *Coriandrum sativum* L., ne présentent de bandelettes sécrétrices que dans le fruit jeune.

On sait que, se basant sur des observations incomplètes du fruit de toutes ces plantes, certains auteurs en ont été conduits à admettre que l'existence des bandelettes dans le fruit était loin d'être générale parmi les Ombellifères. C'est sans doute à une erreur analogue que l'on doit de considérer souvent le fruit des Saniculées comme bien différent sous ce rapport de celui des Apioïdées. Pourtant le fruit des *Eryngium*, par la présence fréquente de bandelettes au moins dans le jeune âge, prouve que le développement du fruit est tout à fait comparable dans ces deux grands groupes.

De même qu'aux Hydrocotylées se rattache un genre

(1) DRUDE, l. c. p. 99.

aberrant, le genre *Actinotus*, de même on doit rattacher aux Saniculées deux types d'Ombellifères très particuliers, le *Petagnia saniculæfolia* et le *Lagarcia cuminoides*, qui se distinguent aisément des autres par les caractères de leur fruit, dont l'anomalie est connue depuis longtemps des botanistes. Mais à part la présence d'une seule graine dans le fruit mûr, il faut reconnaître que ces deux plantes n'ont guère de traits communs l'une avec l'autre et on ne peut véritablement les réunir dans un même groupe, à l'écart des autres Saniculées, ainsi que l'a fait DRUDE.

8. *Petagnia*.

Le *P. saniculæfolia* Güss., seul représentant du genre, est une plante originaire de Sicile, remarquable par ses inflorescences et son fruit.

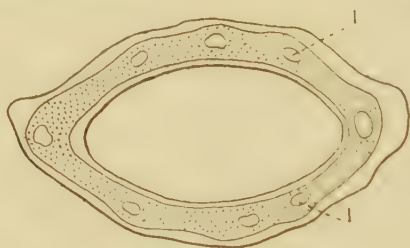


FIG. 40. — *Petagnia saniculæfolia*. Coupe transversale du fruit : la région moyenne est formée de cellules à parois épaissies et ponctuées, englobant des îlots de liber, l. Gr. : 25.

Si, dans une de ces curieuses inflorescences, qui simulent des cymes triflores, on examine le fruit d'une des fleurs centrales, seules carpellées, on constate que ce fruit, déjà très dur bien avant maturité, présente l'aspect d'une bouteille renflée surmontée de deux styles.

En coupe transversale (fig. 40), on voit qu'il ne renferme qu'une seule loge, elle-même uniovulée, tout comme le

fruit d'*Actinotus Helianthi* Lab., précédemment décrit. Le péricarpe, de forme transversalement ovulaire, est atténué à chaque extrémité en une côte très obtuse, et les deux faces, également développées, présentent chacune trois côtes à peine distinctes.

La structure histologique du péricarpe (*fig. 41*) est très particulière : il est essentiellement constitué d'une zone

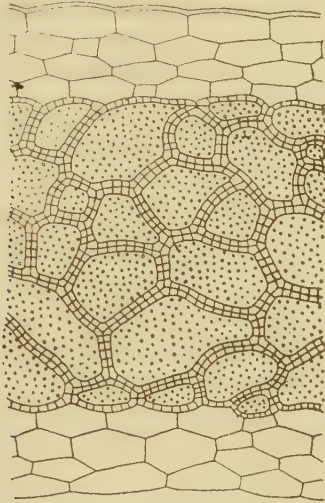


FIG. 41 (demi-schématique). — *Petagnia saniculæfolia*. Portion de coupe transversale grossie de la figure précédente : entre deux zones de cellules demeurées parenchymateuses, la région moyenne du péricarpe est constituée par des cellules à parois sclérifiées et ponctuées. Gr. : 350.

médiane lignifiée, formant un anneau continu, doublée en dehors et en dedans de plusieurs assises de parenchyme cellulosique. Les cellules de la zone médiane n'affectent d'ailleurs aucune forme particulière rappelant les cellules fibreuses de l'endocarpe des *Hydrocotylées*, et les parois, bien que fortement imprégnées de lignine, ne sont que médiocrement épaissies et se montrent couvertes de ponctuations. On peut donc considérer plutôt ce tissu comme analogue au tissu lignifié que l'on observe dans le méso-

carpe de certaines Hydrocotylées (*Hydrocotyle ranunculoides*, *Centella asiatica*, etc). Mais il faut bien remarquer que, chez le *Petagnia*, les assises de cellules les plus internes du péricarpe ne présentent jamais de sclérification ni de différenciation comparables à celles de l'endocarpe de ces plantes.

Ajoutons que cet anneau ligneux du mésocarpe, chez le *P. saniculæfolia*, renferme huit faisceaux vasculaires correspondant aux huit côtes, et dont seul le liber se distingue nettement ; les deux faisceaux marginaux sont généralement plus développés que les autres. Enfin, dans aucune partie du fruit on n'observe de canal oléifère : le système sécréteur y semble donc complètement avorté.

Il est naturel que l'on ait pensé à rapprocher cette plante des *Actinotus*, à cause de la similitude que présente leur fruit au premier abord : dans les deux genres, en effet, cet organe ne renferme qu'une seule loge avec un seul ovule et est surmonté de deux styles égaux attestant l'existence des deux carpelles typiques. Dans les *Actinotus* comme dans les *Petagnia*, on doit donc considérer le fruit comme un akène uniovulé par avortement de la cloison interloculaire.

Mais, ainsi que nous l'avons montré, l'étude des caractères histologiques ne permet pas de pousser plus loin cette similitude : la ressemblance est donc seulement apparente et due à une évolution analogue de l'organe. En effet, chez les *Actinotus*, l'endocarpe seul est lignifié, à l'instar de celui des Hydrocotylées en général, tandis que, chez le *Petagnia*, le mésocarpe seul se montre en partie lignifié, l'endocarpe restant de nature cellulosique.

Outre cette différence essentielle, on pourrait encore en signaler d'autres, de moindre importance, telles que l'atrophie d'un des carpelles dans le fruit d'*Actinotus*, se

traduisant par un développement moindre de la face correspondante, caractère qui ne se manifeste aucunement dans le fruit de *Petagnia*, dont les deux faces sont également convexes.

C'est pour ces raisons que nous avons séparé en définitive les *Petagnia* des *Actinotus*, bien que l'on puisse considérer ces deux genres comme des termes de passage reliant les Hydrocotylées aux Saniculées. D'ailleurs, le *P. saniculæfolia* rappelle ces dernières par son appareil végétatif, et seule l'évolution du fruit pourrait le rapprocher des Hydrocotylées. Il est également bon de rappeler que cette particularité dans la structure histologique du péri-carpe n'est pas une exception parmi les Ombellifères, mais qu'elle se retrouve dans divers genres d'Apioidées, entre autre les *Coriandrum*, dont le mésocarpe est également en partie lignifié à maturité.

9. *Lagœcia*.

Tout aussi curieux, mais bien différent, se montre le fruit du *L. cuminoides* L., unique représentant du genre *Lagœcia*. C'est une plante répandue dans toute la région méditerranéenne, qui possède dans son inflorescence plus d'analogie avec les autres Ombellifères que le *Petagnia saniculæfolia*. Mais le fruit, qui est également monosperme et reste toujours de dimension très réduite, présente cette particularité, tout à fait exceptionnelle parmi les Ombellifères, de n'être surmonté que d'un seul style.

Sur une coupe transversale, à la partie supérieure d'un fruit encore très jeune (*fig. 42*), on observe une structure très anormale : un faible étranglement partage ce fruit en deux carpelles distincts séparés par une cloison parenchymateuse. L'un d'eux, un peu plus développé que l'autre, ne renferme qu'une seule loge pourvue elle-même d'un

ovule et la portion de l'épicarpe qui l'entoure est hérissée de poils unicellulaires assez nombreux et d'aspect caractéristique, car ils sont légèrement renflés au sommet. L'autre carpelle renferme effectivement deux loges, toutes deux stériles et séparées également par une mince cloison

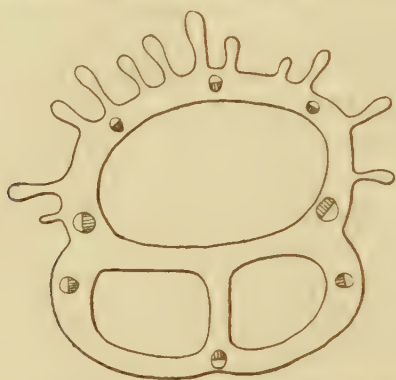


FIG. 42. — *Lagarcea cuminoides*. Coupe transversale du fruit jeune : la loge inférieure est subdivisée par une cloison. Gr. 70.

de parenchyme ; en outre, au niveau de ce carpelle, l'épicarpe est glabre ou du moins ne présente que très rarement quelques poils analogues aux précédents.

Le péricarpe, entièrement de nature cellulosique, renferme huit faisceaux vasculaires régulièrement disposés : un à chaque extrémité de la cloison intercarpellaire, trois au dos de chacun des carpelles. Il ne paraît pas y avoir de canaux sécréteurs distincts.

Si, dans ce même fruit jeune, on pratique des coupes transversales de plus en plus rapprochées de son insertion sur le pédoncule, on voit que les deux loges stériles diminuent rapidement de diamètre par rapport à la loge fertile, et, à la base même du fruit, seule celle-ci reste visible, entourée des poils épicarpiens caractéristiques. Une coupe longitudinale permet de voir également le développement respectif des deux carpelles constituant le diakène.

Le fruit mûr (fig. 43) présente tout à fait la même structure anatomique que le fruit jeune, en tenant compte toutefois de ce fait que le développement de l'ovule entraîne bien entendu un accroissement beaucoup plus con-

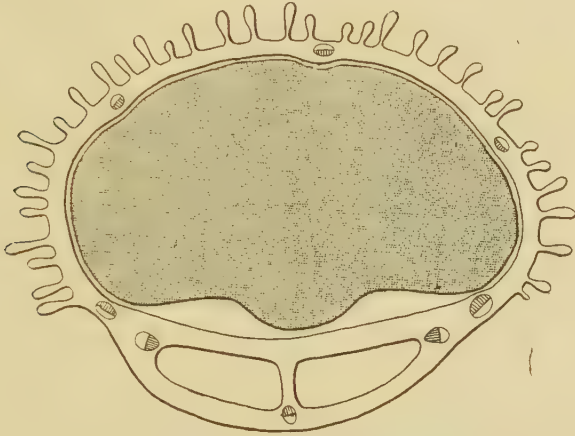


FIG. 43. — *Lagœcia cuminoides*. Coupe transversale du fruit mûr : la loge fertile est seule pourvue de poils. Gr. 50.

sidérable du carpelle fertile par rapport au carpelle stérile. Mais la cloison interlocaire de ce dernier est toujours parfaitement distincte, dans toute sa longueur, et les poils épicarpiés (fig. 44), qui hérissent la surface du seul carpelle fertile, ne se sont pas modifiés.

D'après ce qui précède, on doit admettre que le fruit de *L. cuminoides* L. renferme bien primitivement les deux loges normales du diakène des Ombellifères. Ce n'est donc pas, comme chez le *Petagnia* et les *Actinotus*, par avortement de la cloison interlocaire que le fruit mûr ne renferme qu'une graine, mais c'est par avortement de l'un des carpelles lui-même : le mode de développement du fruit est donc nettement différent de celui du *Petagnia*

et se montre au contraire analogue à celui des Apioïdées à fruit monosperme, telles que les *Echinophora*. D'ailleurs le carpelle stérile du fruit de *Lagarcia* présente une anomalie curieuse, qui paraît avoir échappé aux observateurs :

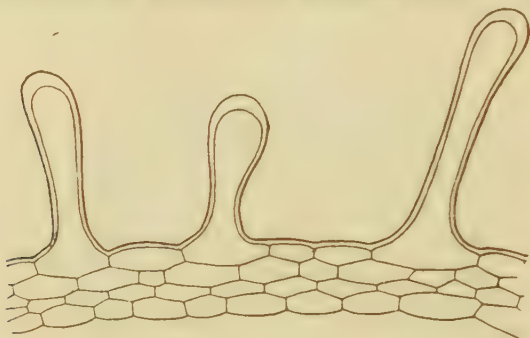


FIG. 44. — *Lagarcia cuminoides*. Coupe transversale du péricarpe avec ses poils épidermiques. Gr. : 350.

c'est la présence d'une mince cloison parenchymateuse séparant en deux moitiés symétriques la loge de ce carpelle.

Rappelons enfin que le style unique, qui surmonte le fruit, est celui qui correspond au carpelle stérile, l'autre étant avorté. Ce caractère, bien connu des botanistes, ajoute encore à la singularité de ce fruit.

Nous n'insisterons pas davantage sur les caractères anatomiques du fruit des Saniculées, dont nous avons déjà indiqué, à propos du genre *Eryngium*, les analogies étroites avec celui des Apioïdées. Nous ajouterons seulement que les genres *Astrantia*, *Actinolema*, *Hacquetia* et *Arctopus*, chez lesquels le fruit ne présente jamais de bandelettes sécrétrices dans la région interne du péricarpe, peuvent être considérés par cela même comme se rattachant à certaines espèces de *Sanicula* et d'*Eryngium* et ne s'écartant par conséquent pas du type normal propre aux Ombellifères.

CONCLUSIONS.

Quelles sont maintenant les conclusions que nous pouvons tirer de cet exposé, concernant la valeur taxinomique des deux groupes d'Ombellifères étudiés ?

Tout d'abord, en ce qui concerne les Hydrocotylées, on a pu se rendre compte de la constance des caractères anatomiques et histologiques du fruit dans tous les genres passés en revue : la lignification des assises les plus internes du péricarpe constitue à cet égard un caractère absolument général et d'une importance primordiale, permettant d'écarter du reste des Ombellifères cette tribu très homogène. En outre, ces assises lignifiées sont, à de très rares exceptions près (*Hydrocotyleranunculoides* L.), différenciées en un véritable endocarpe fibreux, souvent épais et très dur, et entouré extérieurement d'une assise de cellules où se localisent les cristaux prismatiques d'oxalate de calcium.

Le système sécréteur du fruit, ordinairement si caractéristique chez les autres Ombellifères, ne présente pas la même constance chez les Hydrocotylées, étant parfois presque atrophié, tantôt, au contraire, formé de canaux très développés, souvent variable même dans la même espèce. En tout cas, il comporte exclusivement des canaux sécréteurs accompagnant les faisceaux vasculaires, prolongements par conséquent du système sécréteur général de la plante, et on n'y observe jamais dans la région interne du péricarpe de bandelettes ou de poches particulières au fruit. Ce caractère contribue donc encore à éloi-

guier le groupe des Hydrocotylées du reste des Ombellifères.

Par contre, on ne peut manquer de rapprocher cette structure du fruit de celle que l'on observe chez certaines Araliacées, particulièrement chez les *Myodocarpus* et les *Delarbrea*, curieuses plantes d'Océanie, que l'on a coutume de ranger dans cette famille, bien que leur fruit soit, comme on le sait, un véritable diakène, comme chez les Ombellifères. Ce rapprochement se trouve même plus manifeste encore, si l'on remarque que parmi les Hydrocotylées se range le genre *Apleura*, dont l'unique représentant, l'*A. nucamentacea* Phil., possède, selon son auteur, un fruit charnu et drupacé, comme celui de la plupart des Araliacées. Par ce fait, la distinction entre Araliacées et Ombellifères, telle que l'ont conçue BENTHAM et HOOKER, c'est-à-dire basée surtout sur la structure de l'endocarpe, perd beaucoup de sa valeur, et les Hydrocotylées doivent, de toute évidence, tenir lieu d'intermédiaires entre ces deux groupes..

D'autre part, nous avons vu que les Saniculées étaient des Ombellifères parfaitement caractérisées, possédant un fruit dont la structure se rapproche beaucoup de celle que l'on observe dans le groupe typique de la famille, auquel elles doivent donc rester étroitement unies. Toutefois, la variabilité de cette structure selon les différentes espèces, et même selon le stade de développement du fruit, ne permet pas de considérer les Saniculées comme une tribu homogène, mais plutôt comme une série de types de transition.

Sans revenir sur les autres caractères du fruit, dépourvus d'importance à ce point de vue, il y a lieu d'insister sur la disposition de l'appareil sécréteur, dont la nature n'a été que très imparfaitement reconnue par les auteurs, et qui, sauf dans les espèces à fruit anormal *Petagnia*, *Lagacia*, est toujours bien développé. Mais tantôt

il est uniquement constitué, comme chez les Hydrocotylées, par des canaux oléifères accompagnant les faisceaux vasculaires (divers *Sanicula*, *Astrantia*, *Arctopus*, etc.), tantôt, au contraire, il se rapproche de celui des Apioïdées typiques par la coexistence de canaux fasciculaires et de poches ou bandelettes sécrétrices dans la région interne du péricarpe, celles-ci ne persistant généralement pas jusqu'à la maturité du fruit (*Alepidea*, divers *Eryngium* et *Sanicula*). Nous avons d'ailleurs signalé certains genres d'Apioïdées chez lesquels le développement du fruit est tout à fait semblable à ce dernier cas.

Il semble donc bien que les Saniculées doivent être rapprochées plutôt des Apioïdées que des Hydrocotylées, dont elles se distinguent toujours aisément par ce fait que les assises internes du péricarpe ne présentent pas de lignification ni d'autre différenciation caractéristique.

Ce fossé profond, qui sépare les Hydrocotylées et les Saniculées, ne réside pas seulement en une simple curiosité de structure anatomique ; mais il acquiert une importance nouvelle dans l'influence prépondérante que cette structure entraîne sur le développement même du fruit.

Il faut remarquer en effet, que, chez les Hydrocotylées, le péricarpe se développe bien avant la graine ; l'endocarpe se constitue de bonne heure en une gaine scléreuse rigide donnant à la cavité séminale un volume définitif, qui ne s'accroît plus au cours de la maturation, et, tandis que l'on n'observe plus de modifications notables dans la structure du péricarpe, la graine se développe tardivement et remplit peu à peu cette loge séminale.

Le développement du fruit chez les Saniculées est tout différent : le péricarpe se développe en même temps que la graine et change continuellement d'aspect au cours de la maturation. La cavité séminale, primitivement très réduite, s'aggrandit au fur et à mesure de la croissance de

la graine, ce qui entraîne une destruction plus ou moins complète des tissus internes du péricarpe, aussi bien d'ailleurs du parenchyme ordinaire que des tissus plus spécialisés, comme les bandelettes sécrétrices. A maturité, le péricarpe se trouve donc notablement réduit et souvent même déformé par suite de la résorption presque totale du parenchyme constituant (*Astrantia*, par exemple). — Or, ce mode de développement se retrouve identique chez les Apioïdées, et en particulier chez les Scandicinées, dont nous avons indiqué les analogies avec les Saniculées.

Donc, développement précoce du péricarpe et stabilité de sa structure au cours de la maturation de la graine, — réduction progressive et destruction partielle des tissus du péricarpe au cours de la maturation de la graine : tels sont les caractères fondamentaux qui différencient le développement du fruit chez les Hydrocotylées d'une part, chez les Saniculées d'autre part.

Il convient d'ajouter toutefois que l'antagonisme n'est pas aussi absolu, par suite de l'existence d'une forme intermédiaire, le *Petagnia saniculafolia* Guss. Nous avons dit quelles raisons, tirées de la structure histologique du fruit et confirmées par l'ensemble des organes végétatifs, nous avaient amené à ranger cette plante parmi les Saniculées plutôt que parmi les Hydrocotylées. Pourtant il est à remarquer que le développement du fruit rappelle au contraire celui de ces dernières : en effet, la graine ne mûrit que tardivement, et le péricarpe, dont les tissus moyens se sclérifient de bonne heure, acquiert ainsi, bien avant elle, son développement et son aspect définitifs.

Quoi qu'il en soit, et en considérant cet exemple comme un terme de liaison intéressant entre ces deux groupes, nous pouvons admettre en définitive que les Hydrocotylées constituent une tribu bien distincte, intermédiaire entre les Ombellifères et les Araliacées, mais que par contre

il n'y a pas lieu de séparer les Saniculées du reste des Ombellifères, chez lesquelles les caractères anatomiques ne sont pas sensiblement différents.

Vu, bon à imprimer :

Le Président de la Thèse,

L. GUIGNARD.

Vu :

Le Directeur de l'Ecole,

H. GAUTIER.

Vu et permis d'imprimer :

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

L. LIARD.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
Introduction.....	1

PREMIÈRE PARTIE

Les Hydrocotylées et les Saniculées dans la classification.....	3
---	---

DEUXIEME PARTIE

Etude anatomique du fruit des Hydrocotylées et des Saniculées.

CHAPITRE PREMIER

<i>Fruit des Hydrocotylées.</i>	13
Hydrocotyle.....	15
Centella.....	18
Didiscus.....	20
Trachymene.....	22
Xanthosia.....	23
Schœnolæna.....	25
Klotzschia	27
Spananthe	28
Azorella	29
Huanaca	31
Dickinsia.....	32
Pozoa.....	33
Bustillosia	34
Laretia.....	36
Diposis	37

Gymnophyton.....	38
Mulinum.....	39
Hermas.....	40
Drusa.....	42
Bowlesia.....	45
Actinotus.....	50

CHAPITRE II

<i>Fruit des Saniculées</i>	56
Sanicula.....	57
Hacquetia.....	62
Astrantia.....	63
Actinolema.....	66
Arctopus.....	66
Eryngium.....	69
Alepidea.....	80
Petagnia.....	84
Lagœcia.....	87
Conclusions	91

IMPRIMERIE ET LITHOGRAPHIE L. DECLUME, LONS-LE-SAUNIER

